

Université de Montréal

Allométrie de l'articulation talocrurale chez l'humain moderne et implications pour
l'interprétation de la locomotion d'*Australopithecus afarensis*

Par
Sadia Arshad

11713483

Département d'Anthropologie
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
En vue de l'obtention du grade de M.Sc. en Anthropologie

Novembre, 2005

© Sadia Arshad, 2005



Direction des bibliothèques

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Allométrie de l'articulation talocrurale chez l'humain moderne et implications pour
l'interprétation de la locomotion d'*Australopithecus afarensis*

Présenté par :

Sadia Arshad

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Bernard Chapais
président-rapporteur

Dr. Michelle Drapeau
directeur de recherche

Ariane Burke
membre du jury

RÉSUMÉ

Dans l'ordre des primates, la bipédie habituelle est un trait unique aux humains. Elle est ainsi une des caractéristiques utilisées pour attribuer un fossile à la lignée humaine. En général, les paléanthropologues s'entendent pour dire que *Australopithecus afarensis* était bipède. Toutefois, la rétention d'une composante arboricole à la locomotion de cette espèce demeure matière à débat. Par exemple, l'un des os principaux de la cheville, le talus, possède une surface articulaire arrondie chez le fossile hominidé ancien (A.L. 288-1). Cette morphologie pourrait refléter une grande mobilité de la cheville comparativement à l'humain moderne et serait caractéristique de ce que l'on retrouve chez le chimpanzé. D'un autre côté, certains chercheurs croient que cette surface articulaire arrondie du talus reflète plutôt la petite masse corporelle de A.L. 288-1. En effet, les individus de petite masse seraient caractérisés par des articulations plus mobiles. Ce mémoire a donc pour but de vérifier si la taille et la forme de la surface articulaire du talus (articulation talocrurale), chez les humains, varie en fonction de la masse corporelle.

Afin de réaliser ce projet, quatre types de mesures ont été utilisées sur le talus humain : des distances linéaires, l'angle entre les positions d'articulations maximales en flexion plantaire et en flexion dorsale, l'angle maximal de la trochlée du talus et le radius de courbure de la trochlée du talus.

Les résultats démontrent que lorsque la masse corporelle estimée augmente, l'articulation talocrurale tend à s'aplatir. Chez A.L. 288-1, sa petite masse corporelle aurait engendré peu de force transarticulaire sur l'articulation talocrurale. Ainsi, la forme de la trochlée aurait été courbée, expliquant l'angle d'articulation en flexion plantaire et en dorsiflexion semblable à celui du chimpanzé. On ne peut alors réfuter l'hypothèse que le talus de A.L. 288-1 est compatible avec une locomotion bipède.

MOTS-CLÉS

Articulation talocrurale, cheville, biomécanique, allométrie, bipédie, *Australopithecus afarensis*

ABSTRACT

Habitual bipedality is one of the hallmarks of the human lineage and is the single most important trait used to attribute a fossil to the hominid line. Although there is a consensus that one of our earliest and better-known ancestor *Australopithecus afarensis*, was bipedal, the retention of an arboreal component in the locomotor repertoire of this species remains a matter of debate. For example, the fossil A.L. 288-1, also known as Lucy, has a greatly curved articular facet on the talus. Therefore, it has a very flexible ankle and resembles chimpanzees more than modern humans.

Ankle flexibility is the result of a talus with a greatly curved articular facet. For some, the curved talus of Lucy reflects the retention of arboreality. For others, it reflects instead the diminutive size of the fossil specimen and, thus, cannot be used to indicate necessarily the retention of arboreality. However, the influence of body size on the curvature of the talus has never been established. I propose to test the hypothesis that in humans, a species that is exclusively bipedal, as body size increases, curvature of the articular facet of the talus and flexibility of the ankle decreases. The methods used are linear measurement of the talar trochlea, the angle between the maximum positions in plantar flexion and dorsal flexion, the maximum angle of the trochlea articular surface on the talus, and the radius of curvature of the articular facet of the talus.

The results indicate that as the body size increases in humans, the articular facet of the talus flattens and the flexibility of the ankle decreases. Therefore, the diminutive body size of A.L. 288-1 may explain the greater degree of ankle flexibility similar to that seen in the chimpanzees. On the basis of these results, we cannot refute the hypothesis that the talocrural joint of A.L. 288-1 is compatible with a locomotion that is bipedal.

KEY WORDS

Talocrural joint, ankle, biomechanics, bipedalism, allometry, *Australopithecus afarensis*

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iii
ABSTRACT.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	viii
REMERCIEMENTS.....	x
 I. INTRODUCTION.....	 1
 II. CADRE CONCEPTUEL DE LA RECHERCHE.....	 3
2.1 Biologie de l'os et principes de biomécanique.....	3
2.1.1 Formation osseuse des articulations : développement prénatal et postnatal des articulations.....	3
2.1.2 Principe d'allométrie.....	6
2.2 Biomécanique de la cheville chez l'humain moderne.....	10
2.2.1 La forme de l'articulation talocrurale.....	12
2.2.2 Les mouvements possibles à l'articulation talocrurale.....	13
2.3 Débat entourant la biomécanique de la cheville chez <i>A. afarensis</i>	14
 III. PROBLÉMATIQUE ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE.....	 18
3.1 Problématique de recherche.....	18
3.2 Hypothèses de recherche.....	18
 IV. MÉTHODE DE RECHERCHE.....	 20
4.1 Description du matériel de recherche.....	20
4.2 Distances linéaires.....	21
4.3 Mesures à partir de photos digitalisées.....	22
4.3.1 Méthode A : angle de la trochlée latérale du talus (α).....	23
4.3.2 Méthode B : radius de courbure de la trochlée latérale du talus (r).....	23
4.3.3 Méthode C : angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de flexion dorsale (β).....	24
4.4 Méthode d'estimation de la masse corporelle.....	25
4.5 Analyses statistiques.....	27
 V. RÉSULTATS.....	 29
5.1 Influence de la masse corporelle estimée sur la taille de l'articulation talocrurale.....	29
5.1.1 Influence de la masse corporelle estimée sur la largeur totale de la trochlée du talus.....	29
5.1.2 Influence de la masse corporelle estimée sur la largeur antérieure de la trochlée du talus.....	30
5.1.3 Influence de la masse corporelle estimée sur la largeur postérieure de la trochlée du talus.....	32
5.1.4 Influence de la masse corporelle estimée sur la longueur totale de la trochlée du talus.....	33

5.1.5 Influence de la masse corporelle estimée sur la longueur de la trochlée médiale du talus.....	35
5.1.6 Influence de la masse corporelle estimée sur la longueur de la trochlée latérale du talus	36
5.2 Influence de la masse corporelle estimée sur la forme de l'articulation talocrurale.....	38
5.2.1 Influence de la masse corporelle estimée sur l'angle de la trochlée latérale du talus	38
5.2.2 Influence de la masse corporelle estimée sur le radius de courbure de la trochlée latérale du talus.....	39
5.2.3 Influence de la masse corporelle estimée sur l'angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de dorsiflexion (vue médiale)	41
5.2.4 Influence de la masse corporelle estimée sur l'angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de dorsiflexion (vue latérale).....	42
5.3 Comparaison des méthodes impliquant la forme de l'articulation talocrurale ..	44
5.4 Morphologie des fossiles A.L. 333-147 et A.L. 288-1	44
5.4.1 Relation entre la longueur totale du talus et la taille de l'articulation talocrurale.....	46
5.4.2 Relation entre la longueur totale du talus et la forme de l'articulation talocrurale.....	48
VI. DISCUSSION.....	49
6.1 Vérification des hypothèses et comparaison des méthodes	49
6.2 Signification des résultats obtenus pour l'interprétation de la locomotion de <i>A. afarensis</i>	52
6.2.1 Interprétation de la morphologie talocrurale de A.L. 288-1	52
6.2.2 Interprétation de la morphologie talocrurale de A.L. 333-147	53
6.2.3 Interprétation de la morphologie talocrurale de <i>A. afarensis</i>	54
6.3 Perspectives d'études	55
VII. BIBLIOGRAPHIE.....	57

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I. Statistiques descriptives de l'échantillon.....	21
Tableau II. Liste des mesures métriques.....	22
Tableau III. Logiciels utilisés pour la réalisation du projet de recherche.....	22
Tableau IV. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur totale de la trochlée du talus.....	29
Tableau V. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur antérieure de la trochlée du talus.....	31
Tableau VI. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur postérieure de la trochlée du talus.....	32
Tableau VII. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur totale de la trochlée du talus.....	34
Tableau VIII. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée médiale du talus.....	35
Tableau IX. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée latérale du talus.....	37
Tableau X. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle de la trochlée latérale (méthode A).....	38
Tableau XI. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et le radius de courbure de la trochlée latérale (méthode B).....	40
Tableau XII. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation médial (méthode C).....	41
Tableau XIII. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation latéral (méthode C).....	43
Tableau XIV. Comparaison des méthodes impliquant la forme de l'articulation talocrurale.....	44
Tableau XV. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur totale du talus.....	45

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Modélisation du changement de géométrie des surfaces articulaires lors du développement pré-natal	4
Figure 2. La déformation sphérique de la cheville.....	6
Figure 3. Cube démontrant le principe d'isométrie	7
Figure 4. Courbe de l'isométrie entre la masse corporelle et les distances linéaires	8
Figure 5. Démonstration du changement de forme d'une articulation.....	9
Figure 6. Courbe de l'isométrie entre la masse corporelle et l'angle d'une surface articulaire.....	10
Figure 7. Les composantes de l'articulation talocrurale	11
Figure 8. Les trois parties du talus en vue supérieure	11
Figure 9. Forme de la trochlée médiale et de la trochlée latérale	12
Figure 10. Forme conique et « wedge-shape » de la trochlée du talus en vue supérieure	12
Figure 11. Mouvement possible à la cheville.....	13
Figure 12. Axe de rotation de la cheville	14
Figure 13. Forme du talus chez le chimpanzé.....	15
Figure 14. Talus de <i>A. afarensis</i> en vue latérale (A.L. 288-1)	16
Figure 15. Image des mesures des distances linéaires	22
Figure 16. Mesure de l'angle de la trochlée latérale du talus (α) et du radius de courbure de la trochlée latérale (r)	23
Figure 17. Mesure de l'angle d'articulation en flexion plantaire et en dorsiflexion...	24
Figure 18. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur totale de la trochlée du talus	30
Figure 19. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur antérieure de la trochlée du talus.....	31

Figure 20. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur postérieure de la trochlée du talus.....	33
Figure 21. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur totale de la trochlée du talus.....	34
Figure 22. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée médiale du talus.....	36
Figure 23. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée latérale du talus.....	37
Figure 24. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle de la trochlée latérale (méthode A).....	39
Figure 25. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et le radius de courbure de la trochlée latérale (méthode B)	40
Figure 26. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation médial (méthode C)	42
Figure 27. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation latéral (méthode C)	43
Figure 28. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur totale du talus	45
Figure 29. Relation entre la longueur totale du talus et la taille de l'articulation.....	46
Figure 30. Relation entre la longueur totale du talus et la forme de l'articulation talocrurale.....	48

REMERCIEMENTS

Dans un premier temps, je tiens à remercier ma directrice de recherche, Dr. Michelle Drapeau, pour sa précieuse aide et ses nombreux conseils quant à la réalisation de mon projet de maîtrise. Merci à Dr. Bernard Chapais et Dr. Ariane Burke, membres du jury, pour leurs commentaires et suggestions.

Je remercie le Musée Canadien des Civilisations, Dr Jerome Cybulski et Janet Young pour l'autorisation d'étudier les collections archéologiques et l'aide apportée lors de la collecte de données. Je remercie le Inuit Heritage Trust pour l'autorisation d'étudier les collections du Nunavut. De plus, je tiens à remercier le Dr. William H. Kimbel et Dr. Donald C. Johanson pour la permission d'étude du fossile A.L. 333-147 ainsi que le Dr. Carol V. Ward pour l'accès au moulage de ce fossile.

Je voudrais également remercier le Dr. L'Hocine Yahia, de l'École Polytechnique, pour l'opportunité d'assister à un cours sur les principes de biomécanique.

Je voudrais remercier Jérémy, mon copain, pour son support, sa patience et pour la révision finale du mémoire. Un gros merci à ma mère, France, et à mon père, Javed pour leur support et leurs corrections ainsi qu'à Nadia et Bob pour leur hospitalité lors de ma collecte de données.

Finalement, merci à mes collègues étudiantes du laboratoire, Karyne et Sabrina (et ceux qui ne sont pas directement affiliés au labo mais qui y sont souvent : Julie, Catherine et Marc) pour leur appui tout au long de ce parcours.

I. INTRODUCTION

Le squelette hominidé A.L. 288-1 (*Australopithecus afarensis*), surnommé « Lucy », a fait l'objet de nombreuses études. En général, il est accepté que ce fossile possède des adaptations claires à la bipédie. Par exemple, l'angle de support du fémur qui ramène le genou médialement et proche de la ligne d'action du poids (lié à la ligne verticale de gravité) est un trait présent chez ce fossile (Aiello et Dean, 1990 ; Kummer, 1991 ; Lovejoy et al., 1982). De plus, l'orientation perpendiculaire du tibia par rapport à la cheville (Latimer et al., 1987), le gros orteil en ligne avec les autres orteils (Latimer et Lovejoy, 1990) ainsi que le raccourcissement et l'orientation sagittale des ailes iliaques (bassin) pour l'insertion des muscles abducteurs des hanches (Lovejoy, 1990) sont des modifications morphologiques liées à la bipédie présentes chez A.L. 288-1. Ces modifications permettent au centre de gravité d'être balancé sous les points de contact des pieds au sol, de limiter le balancement latéral du tronc et donc de maintenir une position bipède efficace (Aiello et Dean, 1990 ; Kummer, 1991 ; Lovejoy, 1990)

Malgré la présence de nombreux traits démontrant des adaptations à la bipédie, la rétention d'une composante arboricole à la locomotion de cette espèce reste matière à débat. Certains traits morphologiques de A.L. 288-1 ressemblent plus à ce que l'on retrouve chez les grands singes. Par exemple, la présence de phalanges de doigts et de pieds recourbées, de membres inférieurs relativement courts, de membres supérieurs relativement grands et de vertèbres lombaires plutôt petites seraient des traits similaires à ceux observés chez les grands singes (Conroy, 1997). Ces traits suggèrent que *A. afarensis* aurait pu maintenir une composante arboricole à son répertoire locomoteur (Stern et Susman, 1983 ; Susman et al., 1984 ; Susman, 1983 ; Stern et Susman, 1991). D'autres chercheurs interprètent ces traits comme la rétention d'un certain bagage évolutif sans vraie valeur fonctionnelle (Latimer et al., 1987, Latimer, 1991).

Le débat entourant une composante arboricole à la locomotion de cette espèce se joue aussi au niveau de la morphologie de la cheville. Par exemple, l'un des os principaux de la cheville, le talus, possède une surface articulaire arrondie chez le fossile hominidé ancien (A.L. 288-1). Cette morphologie pourrait refléter une grande mobilité de la cheville comparativement à l'humain moderne et serait caractéristique de ce que l'on retrouve chez le chimpanzé (Lewis, 1989 ; Stern et Susman, 1983 ; Susman et al., 1984 ; Susman, 1983). D'un autre côté, certains croient que le talus arrondi reflète plutôt la petite masse corporelle de A.L. 288-1 (Latimer et al., 1987). En effet, dans le monde animal, les individus ayant une petite masse corporelle possèderaient des articulations plus mobiles comparativement aux individus ayant une plus grande masse corporelle (McNeill, 1985). Par exemple, un éléphant qui a une masse corporelle des millions de fois plus grande que celle d'une souris se déplace avec les membres plus droits et effectue des pas proportionnellement plus petits que cette dernière (McNeill, 1985).

Ce mémoire a pour but de vérifier si la taille et la forme de la surface articulaire du talus (articulation talocrurale), chez les humains, varie en fonction de la masse corporelle, contribuant de ce fait à l'interprétation de la morphologie du talus chez *A. afarensis*.

II. CADRE CONCEPTUEL DE LA RECHERCHE

2.1 Biologie de l'os et principes de biomécanique

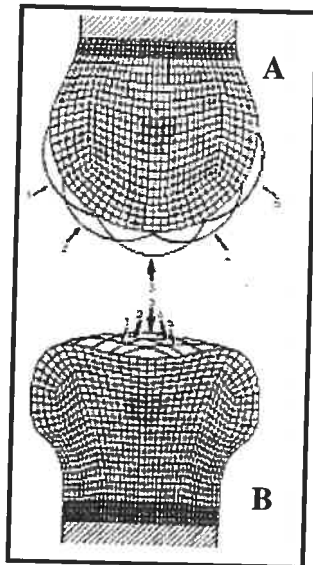
2.1.1 Formation osseuse des articulations : développement prénatal et postnatal des articulations

Les articulations, situées au niveau des épiphyses, sont formées de cartilage qui s'ossifie graduellement lors de la croissance (Platzer, 2001). Cette formation osseuse est régie par une ossification endochondrale correspondant à la formation de l'os à l'intérieur du cartilage hyalin (Carter et Beaupré, 2001). Pour assurer le remplacement du cartilage hyalin par de la matière osseuse, il doit y avoir présence de chondroblastes, cellules conjonctives différenciées qui détruisent la substance cartilagineuse et qui permettent la formation de l'os par les ostéoblastes (Platzer, 2001 ; Tortora et Grabowski, 2001). Le cartilage est donc remplacé graduellement jusqu'à l'ossification complète à l'exception du cartilage recouvrant la surface articulaire.

Plusieurs études (Carter et Wong, 1988 ; Carter et Beaupré, 2001 ; Frost, 1999 ; Hamrick, 1999 ; Heegaard, 1999) ont démontré l'influence de l'environnement mécanique sur la forme des articulations en développement, tant au niveau prénatal qu'au niveau postnatal. Il semble qu'avant la naissance, l'activité musculaire et les mouvements du fœtus et de la mère imposent un historique de charges complexes sur les articulations en développement (Carter et Wong, 1988). La régulation génétique intrinsèque ainsi que les mouvements musculo-squelettiques s'avèrent essentiels au développement des articulations puisqu'ils permettent de former la base de la morphologie des surfaces articulaires (Carter et Beaupré, 2001). En effet, la distribution des pressions de contact sur une articulation favorise la formation d'une surface articulaire concave et une surface articulaire convexe créant ainsi une articulation congruente (Carter et Wong, 1988). Le stress de cisaillement accélère la croissance et l'ossification endochondrale tandis que le stress de compression

hydrostatique agit afin d'empêcher l'ossification du cartilage articulaire (Carter et Wong, 1988). En se référant à la Figure 1, on observe que ces facteurs mécanobiologiques stimulent la surface articulaire convexe (A) à prendre une forme plus ronde et sphérique entraînant un aplatissement de la surface concave (B), tout en maintenant une congruence avec l'autre surface (Carter et Wong, 1988). Les changements de géométrie des surfaces articulaires dus aux stress imposés sur le cartilage rudimentaire améliorent la stabilité de l'articulation et permettent donc de réduire les risques de dommages aux tendons, aux ligaments et aux capsules articulaires (Carter et Beaupré, 2001). De plus, les différents stress imposés pendant le développement prénatal engendrent des distinctions au niveau de l'épaisseur du cartilage articulaire, de la distribution de la densité de l'os sous-chondral et de l'architecture trabéculaire de chaque surface articulaire (Carter et Beaupré, 2001).

Figure 1. Modélisation du changement de géométrie des surfaces articulaires lors du développement pré-natal (modifié de Carter et Wong, 1988)

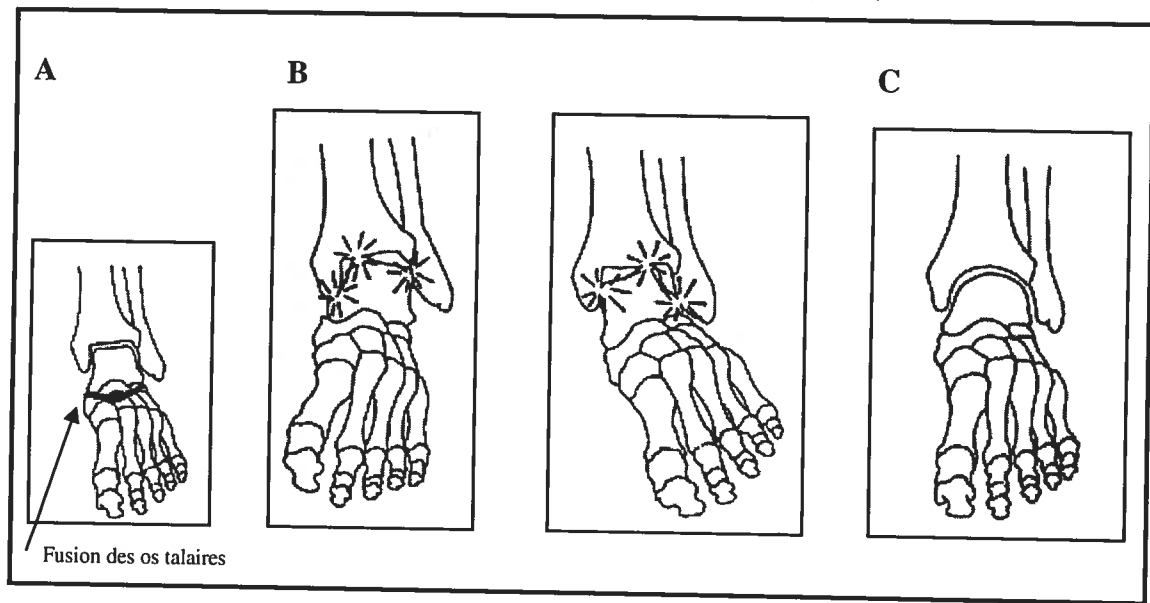


Après la naissance, l'historique de charges est contrôlé par l'activité physique et les contractions musculaires de l'enfant (Carter et Wong, 1988 ; Carter et Beaupré, 2001 ; Frost, 1999 ; Hamrick, 1999 ; Heegaard, 1999). Le modelage osseux (résorption osseuse et formation osseuse) et le modelage chondral (division des chondrocytes et synthèse de la matrice du cartilage) sont des phénomènes qui

déterminent la courbure, la forme et la congruence des surfaces articulaires d'une articulation. Ces phénomènes sont en réponse aux changements de l'environnement mécanique des tissus (Frost, 1999 ; Hamrick, 1999 ; Martin et al. 1998). Le modelage osseux est important puisque la croissance longitudinale des os change constamment la géométrie de l'os (Martin et al., 1998). Ainsi, la direction et l'amplitude des charges subites sont différentes (Martin et al., 1998). Par exemple, le masse totale que supportent les articulations augmente 20 fois entre la naissance et la maturité (Frost, 1999 ; Hamrick, 1999). La taille et la forme des surfaces articulaires doivent donc changer durant le développement postnatal afin de maintenir la fonction normale des articulations (Frost, 1999 ; Hamrick, 1999). Ainsi, pour qu'une articulation demeure fonctionnelle pendant le développement, les surfaces articulaires doivent avoir une surface assez large pour absorber le maximum de stress. De plus, elles doivent être courbées de façon à ce que les forces majeures qui croisent cette articulation durant le mouvement demeurent perpendiculaires aux surfaces articulaires (Frost, 1999 ; Hamrick, 1999).

Un exemple pertinent qui démontre l'influence de l'environnement mécanique sur la forme d'une articulation est la déformation de la cheville caractérisée par une articulation sphérique entre le tibia et le talus (« ball-and-socket deformation ») (Takakura, 1986) (Figure 2). À la naissance, les individus démontrent une morphologie de la cheville normale mais manifestent une fusion des os talaires (A). La perte de mouvement des articulations sous-talaires et mi-talaires due à la fusion des os talaires empêche des mouvements d'inversion et d'éversion du pied à ces articulations. Ceci conduit l'articulation talocrurale, qui normalement permet surtout des mouvements de flexion dorsale et de flexion plantaire, à compenser pour les mouvements d'inversion et d'éversion (B) (Takakura, 1986). Durant le développement postnatal, les mouvements amènent la surface articulaire supérieure du talus à prendre une forme ronde (non trochléaire) et la facette articulaire du tibia à être plus courbée (C) (Takakura, 1986). Cette déformation ne serait donc pas congénitale, mais serait plutôt une adaptation aux conditions mécano-biologiques subites (Takakura, 1986).

Figure 2. La déformation sphérique de la cheville (modifiée de Frost, 1999)



En somme, les articulations sont des entités plastiques, c'est-à-dire qu'elles sont capables de se modifier en fonction des conditions mécaniques. Leur forme et leur taille sont donc un compromis entre la flexibilité et le maintien de leur intégrité.

2.1.2 Principe d'allométrie

Le principe d'allométrie est utilisé afin de comprendre comment les structures d'un organisme s'adaptent aux conditions mécaniques qui leur sont imposées. Ceci nous permettra de mieux saisir les différentes interprétations concernant la morphologie osseuse de la cheville chez *A. afarensis*.

La relation géométrique entre deux structures s'exprime sous la forme algébrique $y = ax^b$ (où y et x sont les variables quantitatives, a : l'ordonnée à l'origine et b : le taux de changement) (Hildebrand, 1988). Pour faciliter l'étude, les données sont mises sous forme logarithmique $\log(y) = \log(ax^b) = \log(a) + b \log(x)$. Dans cette équation, le taux de changement (b) est représenté par la pente de l'équation.

L'allométrie est l'étude de la corrélation entre la forme et la taille, et correspond à une croissance disproportionnée des structures d'un organisme tandis que la croissance proportionnée correspond à l'isométrie (Hildebrand, 1988). Le principe d'isométrie est le suivant : lorsque la distance linéaire d'une structure d'un organisme est doublée, les surfaces quadruplent et le volume augmente de 8 fois (Hildebrand, 1988) (Figure 3). En d'autres termes, lorsque les dimensions linéaires (L) augmentent x fois, les surfaces (S) augmentent x^2 fois et le volume (proportionnel à la masse, M) augmente x^3 fois (Hildebrand, 1988). Si l'on compare la masse corporelle à une distance linéaire quelconque dans un environnement logarithmique, on remarque que pour chaque unité de masse, les distances linéaires n'augmentent que de 0,333 ($x / x^3 = x^{0,333}$). Ceci est caractérisé par l'équation $\text{Log } (y) = \text{Log } (ax^{0,333}) = \text{log } (a) + 0,333 \text{ log } (x)$ (Figure 4).

Figure 3. Cube démontrant le principe d'isométrie

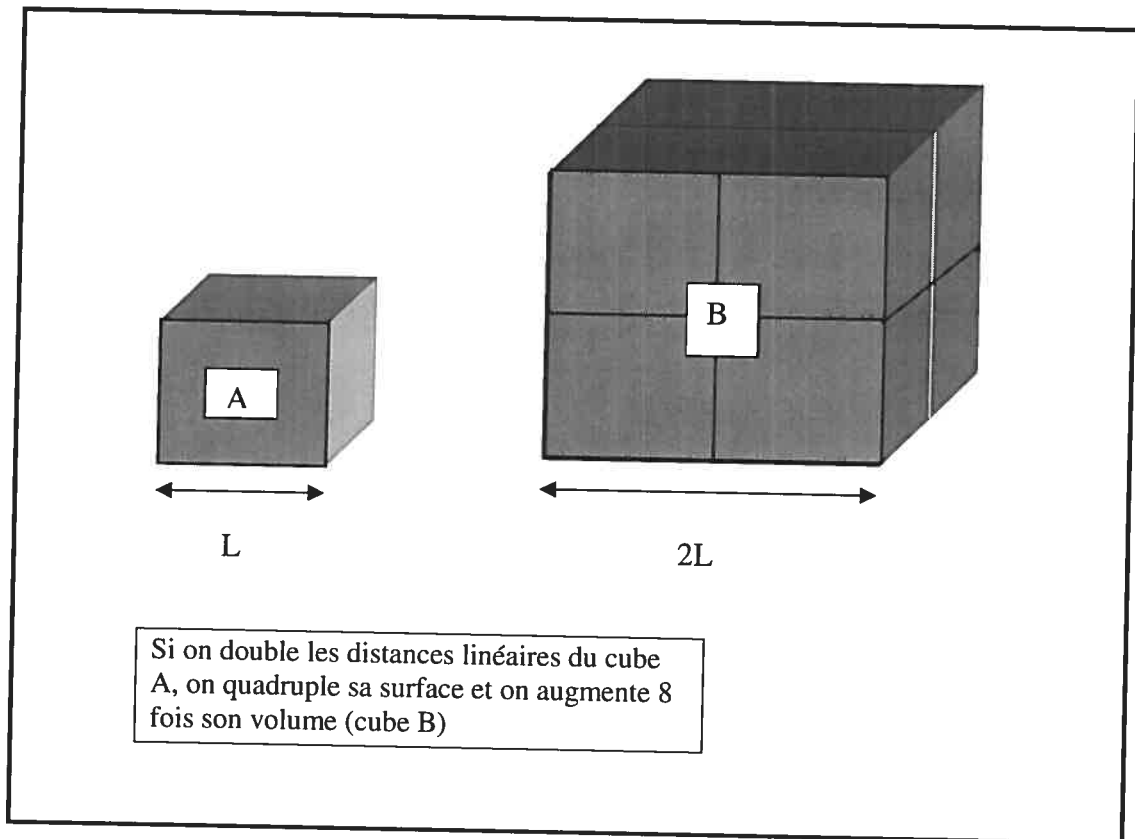
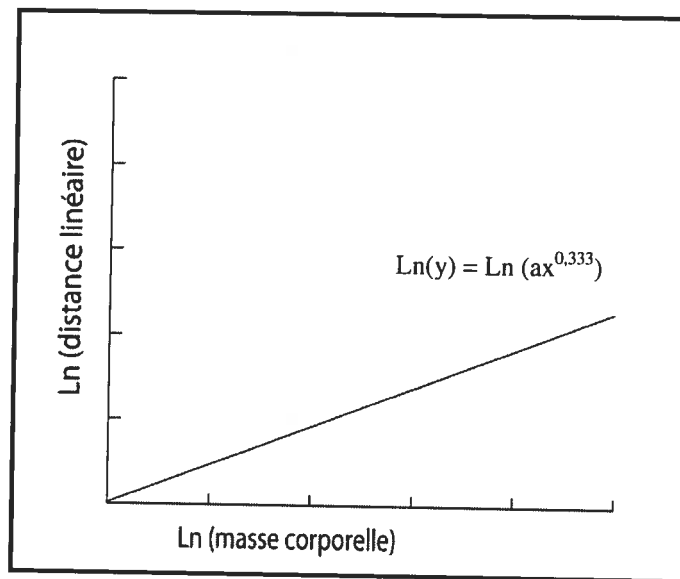


Figure 4. Courbe de l'isométrie entre la masse corporelle et les distances linéaires

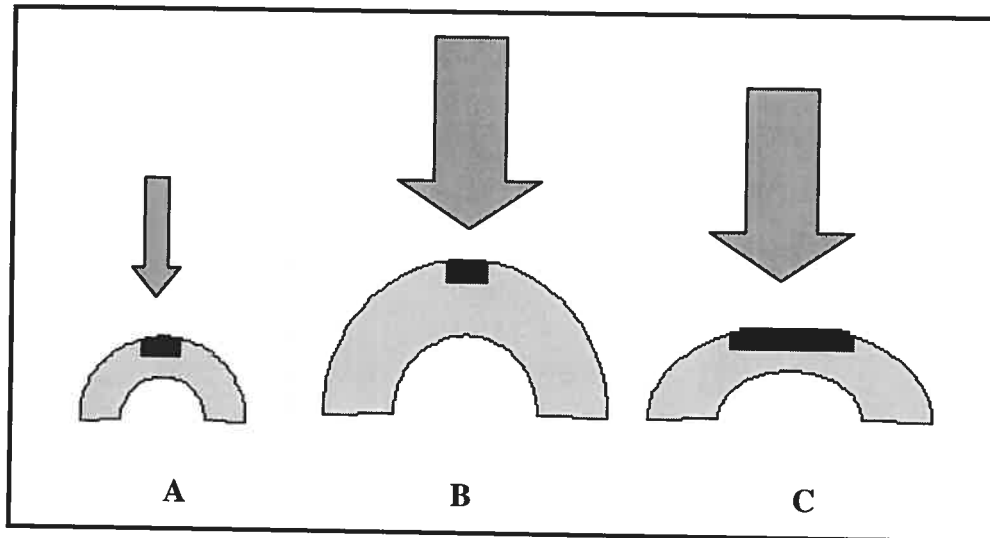


Si on transfère le raisonnement de l'isométrie au système musculo-squelettique, on note un problème quant aux capacités de support de l'organisme. En effet, si les dimensions linéaires corporelles augmentent isométriquement de x , la masse augmente de x^3 et les aires (ex. coupe transversale des muscles et des os) augmentent de x^2 . Les surfaces articulaires sont des aires qui ne croissent qu'au rythme de x^2 tandis que la masse corporelle, qui est un élément déterminant dans l'amplitude des charges sur le membre inférieur, croît au rythme de x^3 . Les charges au niveau des articulations du membre inférieur surpassent donc de x fois la capacité permise par l'organisme (Hildebrand, 1988). La réponse de l'organisme peut être une relation allométrique positive entre la masse corporelle et les distances linéaires des structures et donc une pente plus grande que de 0,333. Autrement dit, la taille des surfaces articulaires peut croître à un rythme plus rapide que ce qui est prédit par l'isométrie.

Il peut aussi y avoir un changement de forme des structures soumises aux charges (Hildebrand, 1988). En se référant à la Figure 5, on note que lorsque la masse corporelle triple (B) la surface articulaire augmente de 4 fois, mais l'aire supportant la masse corporelle perpendiculaire reste la même. Afin de maintenir un fonctionnement normal de cette articulation, on envisage un aplatissement de l'articulation pour

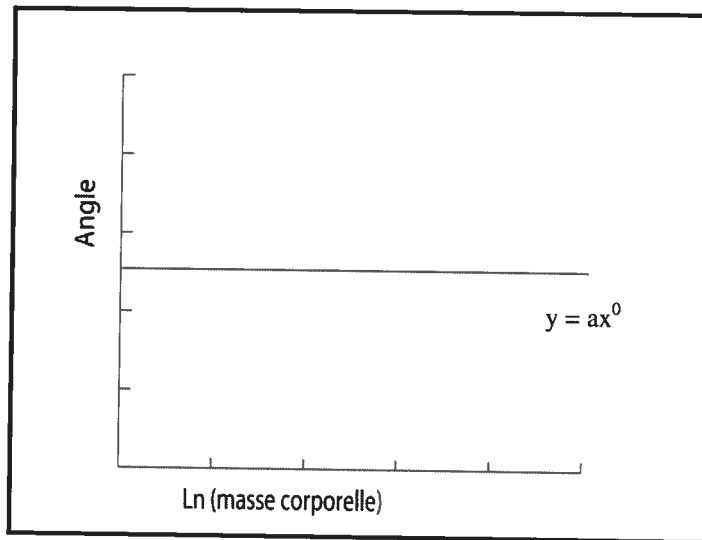
augmenter l'aire perpendiculaire à cette charge qui a triplée par rapport à la condition initiale (C).

Figure 5. Démonstration du changement de forme d'une articulation



S'il n'y a pas de changement de forme (ex. aplatissement d'une surface articulaire caractérisé par un angle) lors d'une augmentation de la masse corporelle, la relation est représentée comme étant isométrique et de pente 0 ($y = ax^0$; données semi-logarithmiques) (Figure 6). Dans le cas de mesures impliquant des angles, la pente 0 correspond à un changement d'angle de 0° . Toutefois, afin qu'un organisme maintienne ses fonctions normales, on s'attend à observer une relation allométrique entre les structures et donc une courbe ayant une pente différente de 0.

Figure 6. Courbe de l'isométrie entre la masse corporelle et l'angle d'une surface articulaire



2.2 Biomécanique de la cheville chez l'humain moderne

La cheville, soit l'articulation talocrurale, est composée du tibia, fibula et du talus (Frankel et Nordin, 2001) (Figure 7). Le talus est formé de trois parties : le corps, la tête et le cou (Figure 8). Le côté latéral de la trochlée du talus s'articule avec la malléole du fibula qui possède une surface articulaire distale triangulaire. Le côté médial de la trochlée du talus s'articule avec la malléole médiale du tibia. Supérieurement, le talus s'articule avec le tibia qui est de forme concave formant donc une articulation congruente. Le talus est entouré de ligaments forts mais ne possède aucun attachement pour des tendons (Sarrafian, 1993).

Figure 7. Les composantes de l'articulation talocrurale (vue antérieure)

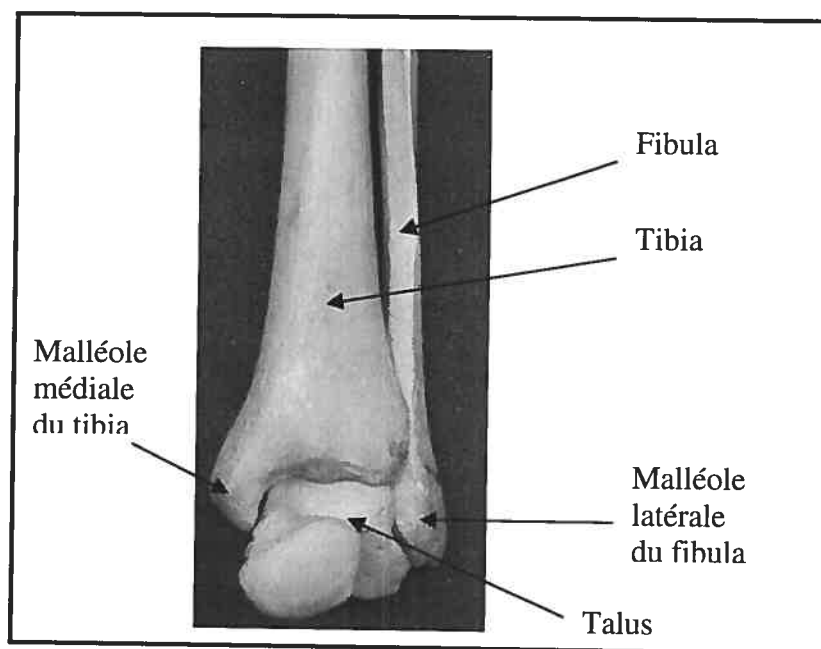
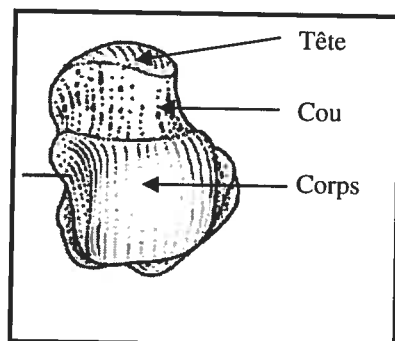


Figure 8. Les trois parties du talus en vue supérieure (modifié de Aiello et Dean, 1990)



Chez l'humain bipède, l'articulation talocrurale agit comme support de la masse corporelle et les forces qui agissent sur l'articulation de la cheville sont réparties sur les côtés gauche et droit (Frankel et Nordin, 2001). Ces forces peuvent atteindre un niveau 5 fois plus grand que la masse corporelle lors de la marche et 13 fois plus grand lors de la course (Frankel et Nordin, 2001). La distribution des charges et le centre de pression changent avec les positions d'articulation (flexion-extension, inversion-éversion) favorisant la formation d'une surface convexe (Frankel et Nordin, 2001).

2.2.1 La forme de l'articulation talocrurale

L'articulation talocrurale est souvent décrite comme ayant une forme conique (Figure 8), le côté médial étant de forme elliptique tandis que le côté latéral est de forme plus ronde (Barnett et Napier, 1952, Inman, 1976). Le côté médial peut aussi être caractérisé comme étant de forme irrégulière ou hélicoïdale (Reimann et Anderhuber, 1980 ; White et Folkens, 2000) (Figure 9). En vue supérieure, cet os peut être caractérisé comme étant de forme « wedge-shape » ; la largeur diminuant de l'anérieur vers le postérieur (Barnett et Napier, 1952) (Figure 10). D'autres auteurs (Brenner et al., 2003, Platzer, 1977) affirment plutôt qu'il est de forme trapézoïde et rectangulaire. La forme peut devenir plus quadratique avec l'âge et peut être caractérisée par une augmentation de l'indice largeur-longueur (Lippert, 1963). Ainsi, ces formes particulières peuvent être considérées comme une adaptation à des centres de pression se déplaçant avec le mouvement lors de la locomotion bipède.

Figure 9. Forme de la trochlée médiale et de la trochlée latérale (modifié de White et Folkens, 2000)

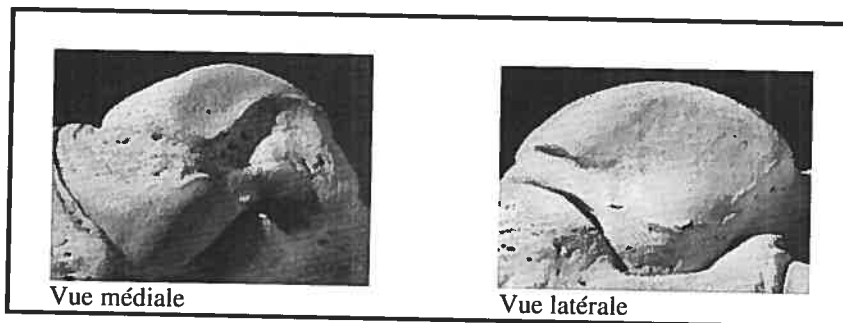
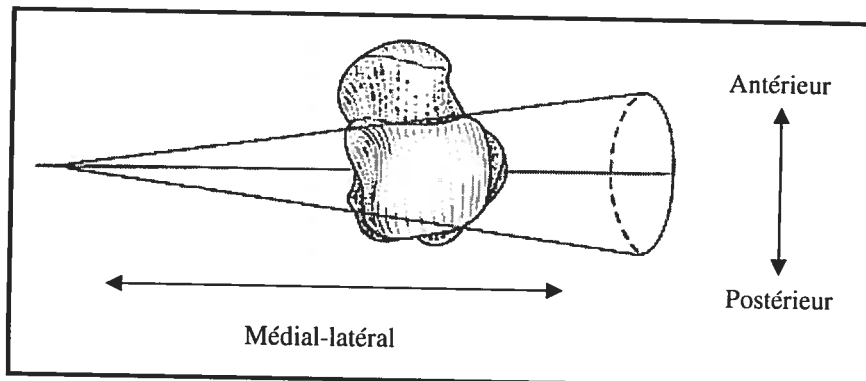


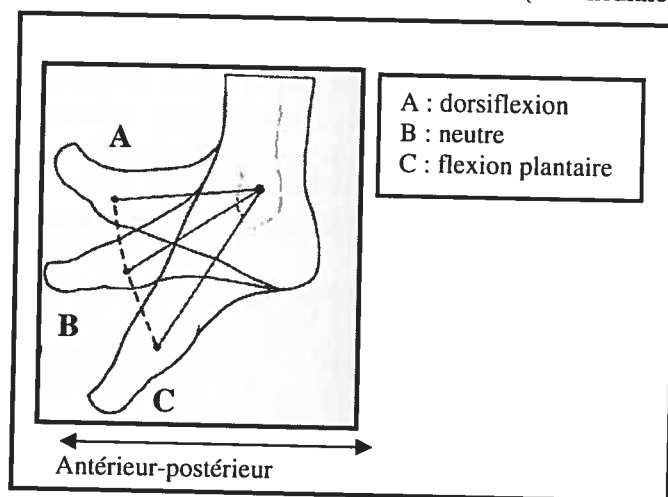
Figure 10. Forme conique et « wedge-shape » de la trochlée du talus en vue supérieure (modifié de Aeillo et Dean, 1990)



2.2.2 Les mouvements possibles à l'articulation talocrurale

La stabilité de la cheville est atteinte grâce à la forme du talus qui est pris entre le fibula et le tibia et grâce à la congruence articulaire (Frankel et Nordin, 2001). Les mouvements principaux possibles de cette articulation sont la dorsiflexion et la flexion plantaire (Figure 11), l'inversion et l'éversion étant plutôt minimales sauf dans les cas pathologiques (voir section 2.1.1) (Frankel et Nordin, 2001).

Figure 11. Mouvement possible à la cheville (vue médiale) (modifié de Aiello et Dean, 1990)

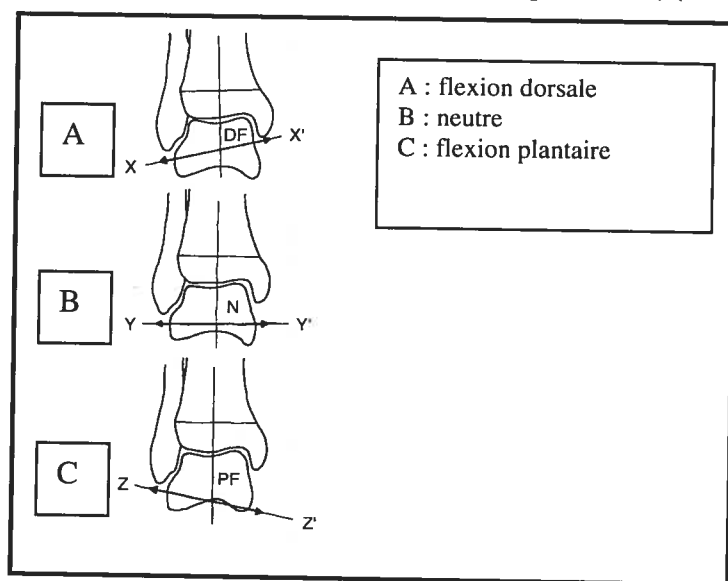


La variation totale de mouvement dans le plan sagittal est en moyenne de 45 degrés soit 10-20 degrés en flexion dorsale et 25-35 degrés en flexion plantaire (Frankel et Nordin, 2001). Toutefois, il existe une variation interindividuelle (Frankel et Nordin, 2001) et les mouvements possibles tendent à diminuer avec l'âge (Sammarco et al., 1973).

Chez l'adulte, le radius de courbure de l'arc médial est similaire à celui de l'arc latéral permettant alors des mouvements de flexion dorsale et de flexion plantaire dans un plan sagittal (Aiello et Dean, 1990). Toutefois, certains affirment que l'axe de rotation change pendant dans les mouvements (Barnett et Napier, 1952 ; Hicks, 1953, Inman, 1976). En flexion dorsale, l'axe est incliné vers le bas et latéralement, et en flexion plantaire il est incliné vers le bas et médialement (Barnett et Napier, 1952 ; Frankel et Nordin, 2001) (Figure 12). Ainsi, l'axe de rotation en

flexion plantaire et en dorsiflexion n'est pas rigide mais change légèrement avec le mouvement (Barnett et Napier, 1952 ; Hicks, 1953). Ce changement d'axe est dû à une différence entre l'arc médial et l'arc latéral de la trochlée, l'arc médial étant chez certains individus de forme plus conique et moins circulaire (Inman, 1976). Toutefois, dans le cadre d'études de modélisation simple, les mouvements de la cheville peuvent être considérés dans un axe simple (Inman, 1976), tels que décrit par Aiello et Dean (1990).

Figure 12. Axe de rotation de la cheville (vue postérieure) (modifié de Frankel et Nordin, 2001)

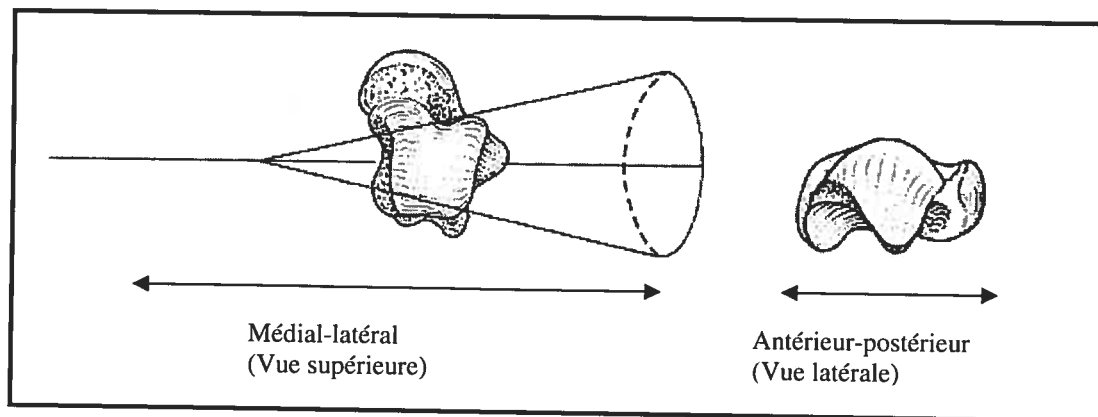


2.3 Débat entourant la biomécanique de la cheville chez *A. afarensis*

Lorsqu'on observe le registre fossile, on note que A.L. 288-1 (*A. afarensis*) possède une grande mobilité potentielle de la cheville comparativement aux humains modernes et se situe plus près de la condition observée chez les chimpanzés, espèce avec une composante arboricole très importante. En effet, chez les chimpanzés l'articulation talocrurale est courbée et plus conique (Figure 13) que chez l'humain (Figure 9). De plus, le degré de mouvement possible dans le plan sagittal (55°) est significativement différent de chez l'humain moderne (48°) (Latimer et al., 1987).

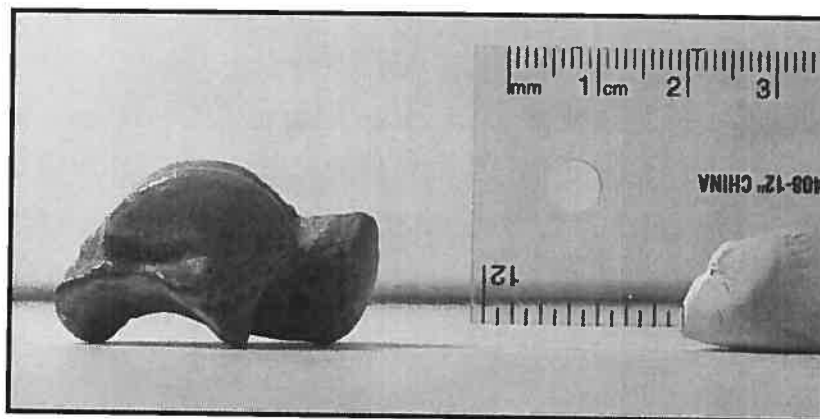
D'un autre côté, chez le gorille, l'articulation talocrurale est plutôt de forme aplatie due aux charges importantes qu'elle subit c'est-à-dire une masse corporelle importante (Latimer et al., 1987). Il existe aussi une différence significative de forme entre les gorilles mâles et les gorilles femelles due aux différences de masse corporelle qui sont liées au dimorphisme sexuel important (Latimer et al., 1987). Ainsi, chez le gorille, la masse corporelle semble avoir une influence sur la forme de la morphologie de cette articulation.

Figure 13. Forme du talus chez le chimpanzé (modifié de Aiello et Dean, 1990)



Certains auteurs interprètent la surface articulaire arrondie de la trochlée du talus chez A.L. 288-1 comme une évidence de la rétention d'une locomotion arboricole (Figure 14) (Lewis, 1989 ; Stern et Susman, 1983 ; Susman et al., 1984 ; Susman, 1983). Selon eux, lorsque le fibula est articulé avec le talus, l'amplitude de mouvement de la cheville de ce fossile est caractéristique de ce qu'on retrouve chez les grands singes arboricoles (Lewis, 1989 ; Stern et Susman, 1983). La similarité de la morphologie de la facette articulaire talofibulaire (côté latéral de la trochlée) serait donc proche de celle des grands singes arboricoles (Lewis, 1989 ; Stern et Susman, 1983).

Figure 14. Talus de *A. afarensis* en vue latérale (A.L. 288-1)



En se basant sur les principes de biomécanique et d'allométrie, certains croient que le talus arrondi de A.L. 288-1 reflète plutôt sa petite masse corporelle (Latimer et al., 1987). La masse corporelle de ce fossile a été estimée entre 23,42 kg et 32,66 kg. Cette masse est donc très petite comparativement à l'échantillon d'étude d'humains modernes qui a une moyenne de 68,40 kg (voir section 4.1).

L'augmentation de la masse corporelle d'un individu, et donc l'augmentation de la force transarticulaire, peuvent résulter en l'aplatissement (augmentation du radius de courbure) de la surface articulaire et/ou en l'augmentation disproportionnelle de la taille de l'articulation (Latimer et al., 1987). La morphologie de cette articulation change car les forces majeures qui la croisent doivent demeurer perpendiculaires à la surface articulaire et le stress de contact sur le cartilage de l'articulation doit demeurer inchangé (Latimer et al., 1987). Si on transfère le raisonnement précédant à A.L. 288-1 on peut envisager que la petite taille corporelle de ce fossile aurait engendré peu de force transarticulaire sur l'articulation talocrurale. Ainsi, la forme de la trochlée serait demeurée courbée et ceci justifierait l'angle d'articulation en flexion plantaire et dorsiflexion semblable à celui du chimpanzé. Si la masse influence vraiment la force de l'articulation talocrurale, on ne peut pas réfuter l'hypothèse que la morphologie est incompatible avec une locomotion bipède chez les individus de petite taille (Latimer et al., 1987).

Le lien entre la masse corporelle et la variation de mouvement de la cheville chez les humains modernes bipèdes n'a toutefois jamais été établi. Ce mémoire a donc pour but d'investiguer cette hypothèse afin d'aider à l'interprétation de la morphologie et du comportement locomoteur de *A. afarensis*.

III. PROBLÉMATIQUE ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE

3.1 Problématique de recherche

En se basant sur les principes de biomécanique et d'allométrie énoncés, la question de recherche est la suivante: chez les humains bipèdes, est-ce que la masse corporelle a un impact sur la forme de l'articulation talocrurale (aplatissement) et donc sur les possibilités maximales de mouvements en flexion plantaire et en flexion dorsale ?

3.2 Hypothèses de recherche

À partir de la problématique de recherche, les hypothèses de recherche suivantes sont énoncées :

H₀= Chez les humains bipèdes, la masse corporelle n'a aucune influence sur l'amplitude des mouvements à la cheville et sur la taille de l'articulation talocrurale.

Cette hypothèse nulle correspond à la condition isométrique.

Les hypothèses concurrentes sont basées sur les concepts entourant la biologie de l'os et le principe d'allométrie. Elles prennent donc en compte des traits morphologiques de l'articulation talocrurale qui semblent se modifier en fonction de la masse corporelle.

H_{1A}= Chez les humains bipèdes, un accroissement de la masse corporelle engendre une diminution de l'amplitude des mouvements possibles à la cheville.

H₁B= Chez les humains bipèdes, un accroissement de la masse corporelle engendre une diminution de l'angle de la trochlée latéral.

H₁C= Chez les humains bipèdes, un accroissement de la masse corporelle engendre une augmentation du radius de courbure de la trochlée latérale.

H₁D= Chez les humains bipèdes, un accroissement de la masse corporelle engendre une diminution de l'angle entre les positions d'articulations en flexion plantaire et en flexion dorsale.

H₁E= Chez les humains bipèdes, un accroissement de la masse corporelle engendre une augmentation des distances linéaires.

Ces hypothèses concurrentes correspondent à la condition de l'allométrie.

IV. MÉTHODE DE RECHERCHE

4.1 Description du matériel de recherche

L'échantillon d'étude est constitué des collections archéologiques du Musée Canadien des Civilisations à Gatineau. Il s'agit des collections du Nunavut et des Territoires du Nord-Ouest (Merbs, 1983) ainsi que celle du Bastion des Ursulines (Québec) (Cybulski, 1988, 1991). Le reste de l'échantillon provient du Laboratoire de Paléontologie Humaine de l'Université de Montréal.

L'échantillon est composé de 80 individus adultes, soit 47 hommes, 22 femmes et 11 indéterminés. L'échantillon comprend aussi deux spécimens de l'espèce *A. afarensis*, soit le moulage du fossile A.L. 288-1 (fémur gauche, tibia droit et talus droit) et le moulage fossile A.L. 333- 147 (talus droit). Pour 74 individus, les analyses ont porté sur le fémur droit, le tibia droit et le talus droit tandis que pour 6 individus les analyses ont porté sur le fémur gauche, le tibia gauche et le talus gauche. Les individus démontrant des pathologies n'ont pas été inclus dans les analyses. Les statistiques descriptives de l'échantillon sont présentées au Tableau I.

Cette étude a pour prémisse que la charge principale sur l'articulation talocrurale est la masse corporelle. Les activités différentes entre les hommes et les femmes qui pourraient influencer la forme de cette articulation ne seront donc pas incluses dans les analyses. En effet, il serait plus laborieux de répondre à la problématique puisque la scission de l'échantillon diminuerait l'étendue de la variation de masse corporelle ce qui rendrait difficile la perception des différences de morphologies liées à celle-ci.

Tableau I. Statistiques descriptives de l'échantillon

	Humains				A.L. 288-1	A.L. 333-147
	Moyenne	Écart- type	Erreur standard	N		
Masse corporelle estimée (kg)	68,40	6,51	0,73	80	32,66* 23,42**	-
Longueur totale du talus (mm)	53,34	3,83	0,43	80	35,51	47,46
Largeur totale de la trochlée du talus (mm)	28,08	2,58	0,29	80	16,88	24,39
Largeur antérieure de la trochlée du talus (mm)	29,76	2,74	0,31	80	21,42	24,65
Largeur postérieure de la trochlée du talus (mm)	26,07	2,83	0,32	79	17,37	18,76
Longueur totale de la trochlée du talus (mm)	32,75	3,06	0,34	80	22,09	30,93
Longueur de la trochlée médiale du talus (mm)	34,22	2,94	0,33	80	23,39	28,07
Longueur de la trochlée latérale du talus (mm)	32,71	2,33	0,26	80	21,41	30,43
Angle de la trochlée latérale (°)	118,63	11,1	1,24	80	145,86	141,5
Radius de courbure de la trochlée latérale (mm)	20,65	1,91	0,21	80	11,56	16,03
Angle d'articulation vue médiale (°)	68,71	10,38	1,16	80	78,20	-
Angle d'articulation vue latéral (°)	67,95	9,54	1,07	80	78,72	-

* Selon l'équation de Ruff et al. (1991)

** Selon l'équation de McHenry (1992)

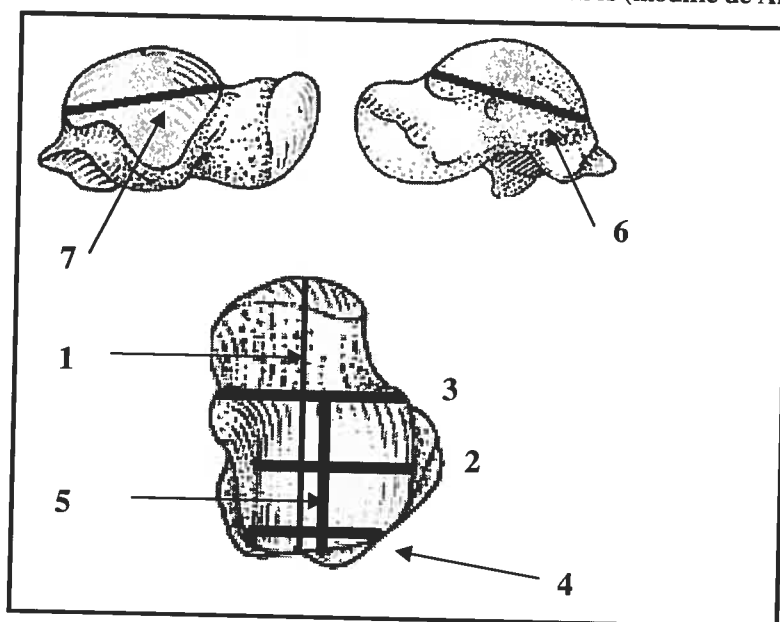
4.2 Distances linéaires

Différentes mesures de distances linéaires qui reflètent la taille de la cheville ont été prises au centième de mm près avec un vernier numérique. Les mesures proviennent de Bräeur (1988) et d'observations personnelles (Tableau II ; Figure 15).

Tableau II. Liste des mesures métriques

Distances linéaires	Sources
Talus	
Longueur totale du talus (1)	Bräeur (1988)
Trochlée du talus	
Largeur totale (2)	Bräeur (1988)
Largeur antérieure (3)	Bräeur (1988)
Largeur postérieure (4)	Bräeur (1988)
Longueur totale (5)	Bräeur (1988)
Longueur médiale (6)	Observation personnelle
Longueur latérale (7)	Observation personnelle
Tête fémorale	
Diamètre antéro-postérieur (8)	Auerbach et Ruff (2004)

Figure 15. Image des mesures des distances linéaires (modifié de Aiello et Dean, 1990)



4.3 Mesures à partir de photos digitalisées

Les photographies ont été prises avec un appareil numérique (Canon A95) et ont été traitées avec différents logiciels informatiques (Tableau III).

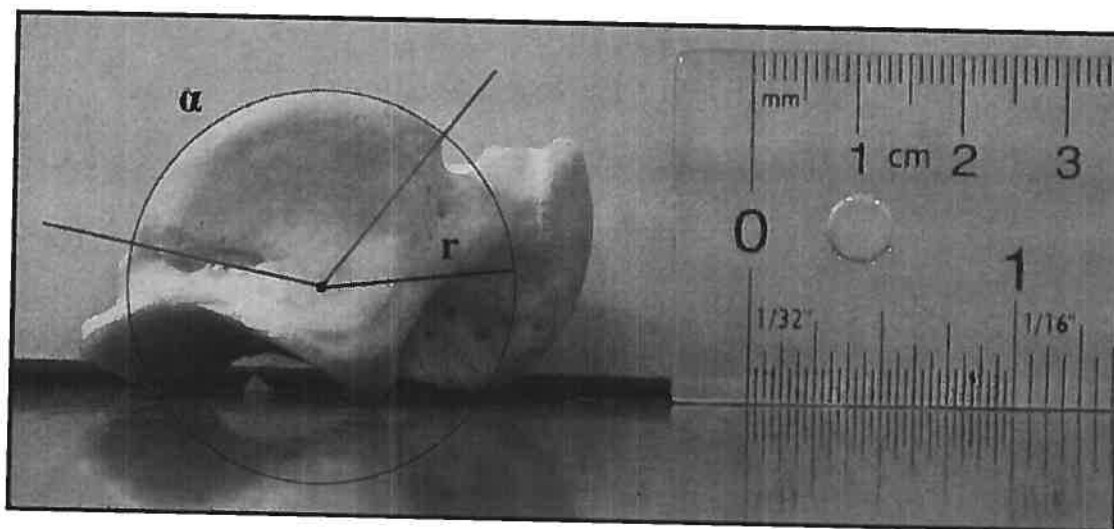
Tableau III. Logiciels utilisés pour la réalisation du projet de recherche

Logiciel Adobe Photoshop Cs (version 8.0; Adobe Systems Incorporated; 1990-2003)
Logiciel Adobe Illustrator Cs (version 11.0; Adobe Systems Incorporated; 1987-2003)
Logiciel ImageJ (version 1.32; National Institute of Health)
Logiciel Excel (Excel 2002 ; Microsoft Corporation 1985-2001)
Logiciel SPSS 11.0 (version 11.0.1, SPSS Incorporated; 1981-2000)

4.3.1 Méthode A : angle de la trochlée latérale du talus (α)

Pour cette méthode, les mesures ont été prises sur la trochlée latérale puisque cette dernière est de forme plus circulaire, régulière et non inclinée comparativement à la trochlée médiale (Barnett et Napier, 1952 ; Inman, 1976). L'angle (α) de la trochlée du talus a été obtenu à partir de photographies digitalisées. Un cercle délimitant la surface articulaire a été tracé avec le logiciel Illustrator Cs et Photoshop Cs. À partir de l'axe central de ce cercle, des lignes ont été dessinées vers les limites de la surface articulaire. Le logiciel Image J a permis d'obtenir l'angle de la trochlée latérale du talus (Figure 16)

Figure 16. Mesure de l'angle de la trochlée latérale du talus (α) et du radius de courbure de la trochlée latérale (r)



4.3.2 Méthode B : radius de courbure de la trochlée latérale du talus (r)

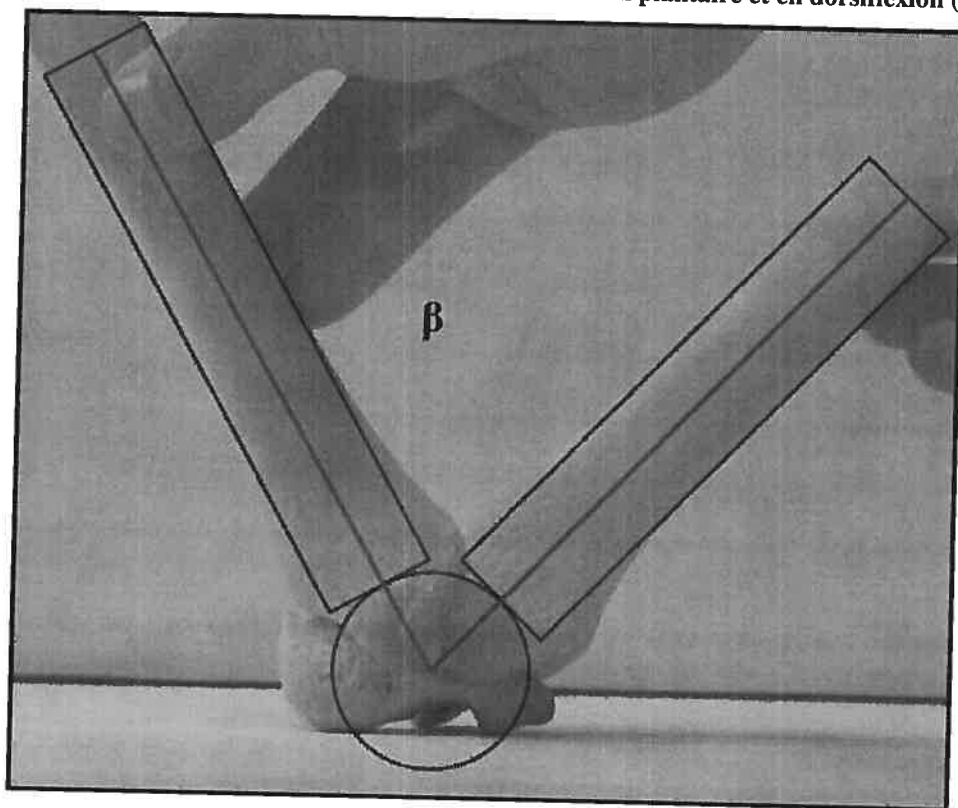
Le radius de courbure de la trochlée latérale a été obtenu à partir du centre jusqu'à la limite du cercle dessiné pour la méthode A (Figure 16).

4.3.3 Méthode C : angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de flexion dorsale (β)

Pour chaque position d'articulation, une photographie digitale a été prise en vue médiale et en vue latérale. À partir de l'axe central de la trochlée médiale et latérale, une ligne a été tirée longitudinalement jusqu'à approximativement le milieu de la diaphyse. L'angle entre les positions de flexion plantaire et de flexion dorsale (β) a ensuite été calculé avec le logiciel Image J (Figure 17).

La position de flexion dorsale maximale est atteinte lorsque le côté antéro-inférieur du tibia empiète sur le cou du talus (Latimer et al., 1987). La position de flexion plantaire maximale est atteinte lorsque le côté inféro-postérieur est en contact avec une ou deux des tubercules du talus, le mouvement est donc à sa limite (Latimer et al., 1987).

Figure 17. Mesure de l'angle d'articulation en flexion plantaire et en dorsiflexion (vue médiale)



Cette méthode permettant d'estimer l'amplitude de mouvement a été utilisée car la congruence de l'articulation synoviale est correctement démontrée par la congruence subchondrale. La variation normale de mouvement de l'articulation talocrurale chez les animaux peut être reconstruite par l'estimation de la congruence des os et ce, jusqu'à certaines limites de mouvements (Latimer et al., 1987).

Comparativement à l'étude de Stern et Susman (1983), l'utilisation exclusive du fibula en association avec le talus n'a pas été envisagée pour calculer l'angle de variation de mouvement. En effet, le fibula demeure en contact avec le talus et ce, dans une seule dimension latéralement (Latimer et al., 1987). De plus, lorsque des mouvements de flexion plantaire extrême sont appliqués, le fibula isolé peut être tourné autour de son point de congruence, engendrant ainsi plusieurs tangentes possibles (Latimer et al., 1987). Quelques essais manuels auront permis de constater que l'utilisation du fibula n'est pas efficace et qu'il est difficile de le manier en association avec le talus et/ou le tibia.

L'utilisation du tibia s'avère utile puisque la surface de l'articulation subchondrale du tibia distal et de la surface supérieure du talus ont environ le même radius de courbure (Latimer et al., 1987). Ceci est donc un bon indice du mouvement et s'avère utile pour le calcul de l'amplitude de mouvement possible à la cheville (Latimer et al., 1987). Malgré l'axe de rotation changeant, les mouvements de la cheville ont été considérés dans un seul axe.

4.4 Méthode d'estimation de la masse corporelle

Puisque l'on travaille avec des collections archéologiques, la masse corporelle des individus n'est pas disponible. Ainsi, la largeur antéro-postérieure de la tête fémorale (en mm) a été utilisée afin d'estimer la masse corporelle des individus. En effet, les mesures de la taille des articulations des membres inférieurs, en particulier

la tête fémorale, s'avèrent être les meilleures pour l'estimation du poids (McHenry, 1992; Ruff et al., 1991, 1997).

Cette méthode est de mise puisqu'elle se mesure facilement, elle est très reproductible (McHenry, 1992; Ruff et al., 1991, 1997) et elle est utile lorsqu'on ne peut estimer la stature des individus par manque de données au niveau de la largeur bi-illiaque (Auerbach et Ruff, 2004). De plus, les études de Ruff et al. (1997) qui ont été effectuées sur des populations dont on connaît le poids réel, se sont révélées très précises. Si l'échantillon ne se situe pas dans les extrêmes de taille (ex. tailles pygmées), il est recommandé d'utiliser la formule de Ruff et al. (1991) ou de faire une moyenne des trois techniques (Auerbach et Ruff, 2004).

Pour les humains, la formule de Ruff et al. (1991)¹, qui combine les deux sexes, a été utilisée puisqu'il existe des individus dont le sexe est indéterminé.

La masse corporelle de A.L. 288-1 a été évaluée suivant les équations de Ruff et al. (1991) et de McHenry (1992)². L'équation de McHenry (1992) a été utilisée puisqu'elle s'applique à des individus ayant une petite masse corporelle. Ceci permet alors d'obtenir une étendue des estimations de la masse corporelle de A.L. 288-1. Pour A.L. 333-147, le fémur étant manquant, la masse corporelle a été estimée en utilisant la longueur totale du talus (voir section 5.4).

Puisque la lecture de données dans un environnement logarithmique s'avère plus facile, la masse corporelle obtenue à partir de l'équation de Ruff et al. (1991) a été mise sous forme logarithmique naturelle (Ln) pour les tests statistiques.

¹Masse corporelle = $(2,160 \times \text{Diamètre tête fémorale} - 24,8 \times 0,90)$

²Masse corporelle = $(2,239 \times \text{Diamètre tête fémorale} - 39,9)$. Équation basée sur 4 échantillons d'hommes et de femmes d'Amérique du Nord, de Pygmées africains et d'Autochtones d'Amérique du Nord

4.5 Analyses statistiques

Afin d'évaluer l'influence de la masse corporelle sur la taille et la forme de l'articulation talocrurale, des régressions linéaires ont été effectuées entre la masse corporelle estimée et les distances linéaires de même qu'entre la masse corporelle estimée et les méthodes de mesures A, B et C. Seules les distances linéaires ont été mises en base logarithmique naturelle. Afin de faciliter la lecture, les équations de régression sont présentées sous forme $y=ax+b$ (a : la pente (taux de changement) et b : l'ordonnée à l'origine).

Pour déterminer si les résultats obtenus par les régressions indiquent des relations allométriques ou isométriques, une comparaison a été effectuée avec les pentes théoriques de l'isométrie. Pour la méthode A et pour la méthode C, le test de la régression permet de déterminer si la pente empirique est significativement différente de 0 (significativement différente de la pente isométrique). Pour les distances linéaires et la méthode B, les pentes empiriques ont été comparées à une pente théorique (0,333) suivant le test de t'_{ac} selon Scherrer (1984).

Une comparaison entre les méthodes impliquant la forme de la trochlée a été effectuée à partir de régressions linéaires. Ceci a été fait afin de déterminer si les structures changent de façon similaire et donc si elles sont interchangeables lors d'études de fossile isolé.

Pour le fossile A.L. 288-1, le pourcentage d'erreurs prédit par rapport aux mesures observées a été calculé suivant l'équation suivante : (observé-attendu)/attendu x 100. Les mesures attendues (en base logarithmique naturelle) ont été calculées suivant les équations de régression obtenues chez l'humain moderne. Un pourcentage négatif indique que la mesure observée est sous-estimée par rapport à la mesure attendue et donc que « Lucy » est plus petite que ce que prévoit la relation mesure/masse chez les humains. D'un autre côté, un pourcentage positif indique une

surestimation de la mesure observée et donc que « Lucy » est plus grande que ce que prévoit la relation mesure/masse chez les humains.

V. RÉSULTATS

5.1 Influence de la masse corporelle estimée sur la taille de l'articulation talocrurale

5.1.1 Influence de la masse corporelle estimée sur la largeur totale de la trochlée du talus

En se référant au Tableau IV, on constate une relation significative entre la masse corporelle estimée et la largeur totale de la trochlée du talus. La pente empirique est plus grande et significativement différente de 0,333 (pente isométrique). On a donc une relation allométrique positive entre la masse corporelle estimée et la largeur totale de la trochlée du talus (Figure 18).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, la largeur totale de la trochlée du talus attendue est de 2,86 et le pourcentage d'erreur prédit est de -1,05 %. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, la distance attendue est de 2,64 et le pourcentage d'erreur prédit est de 6,81 %. Pour ces deux estimés, A.L. 288-1 se situe dans l'intervalle de confiance à 95 % chez les humains.

Tableau IV. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur totale de la trochlée du talus

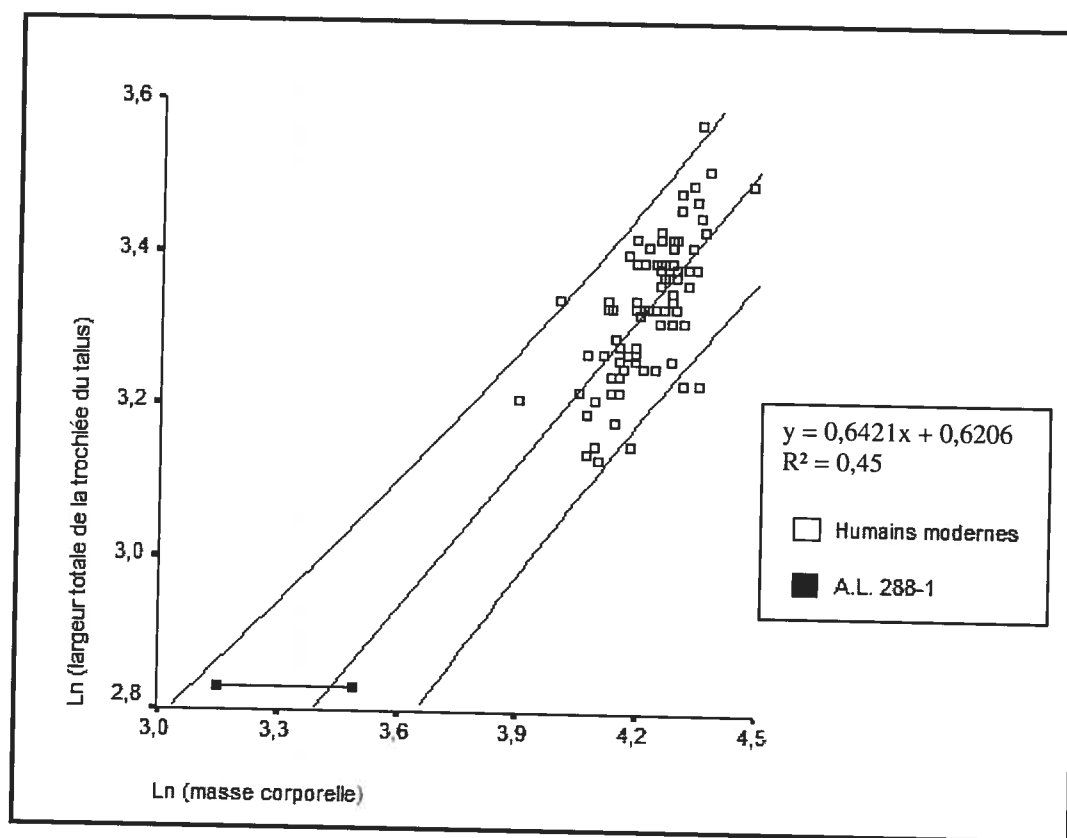
Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N	t'ac
$y=0,333x+b$	$y=0,6421x+0,6206$	64,98*	0,45	80**	3,88***

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

*** Significatif à $\alpha \leq 0,05$

Figure 18. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur totale de la trochlée du talus



5.1.2 Influence de la masse corporelle estimée sur la largeur antérieure de la trochlée du talus

En se référant au Tableau V, on constate une relation significative entre la masse corporelle estimée et la largeur antérieure de la trochlée du talus. La pente empirique est plus grande et significativement différente de 0,333 (pente isométrique). On a donc une relation allométrique positive entre la masse corporelle estimée et la largeur antérieure de la trochlée du talus (Figure 19).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, la largeur antérieure de la trochlée du talus attendue de A.L. 288-1 est de 2,94, le pourcentage d'erreur prédit est de 4,09 % et le fossile se situe dans l'intervalle de confiance à 95%. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg et la distance attendu est de 2,72 et le pourcentage d'erreur prédit est de 12,31 %. Le fossile ne se situe donc plus

dans l'intervalle de confiance et il possède une largeur antérieure de la trochlée du talus plus grande que ce qui est attendu.

Tableau V. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur antérieure de la trochlée du talus

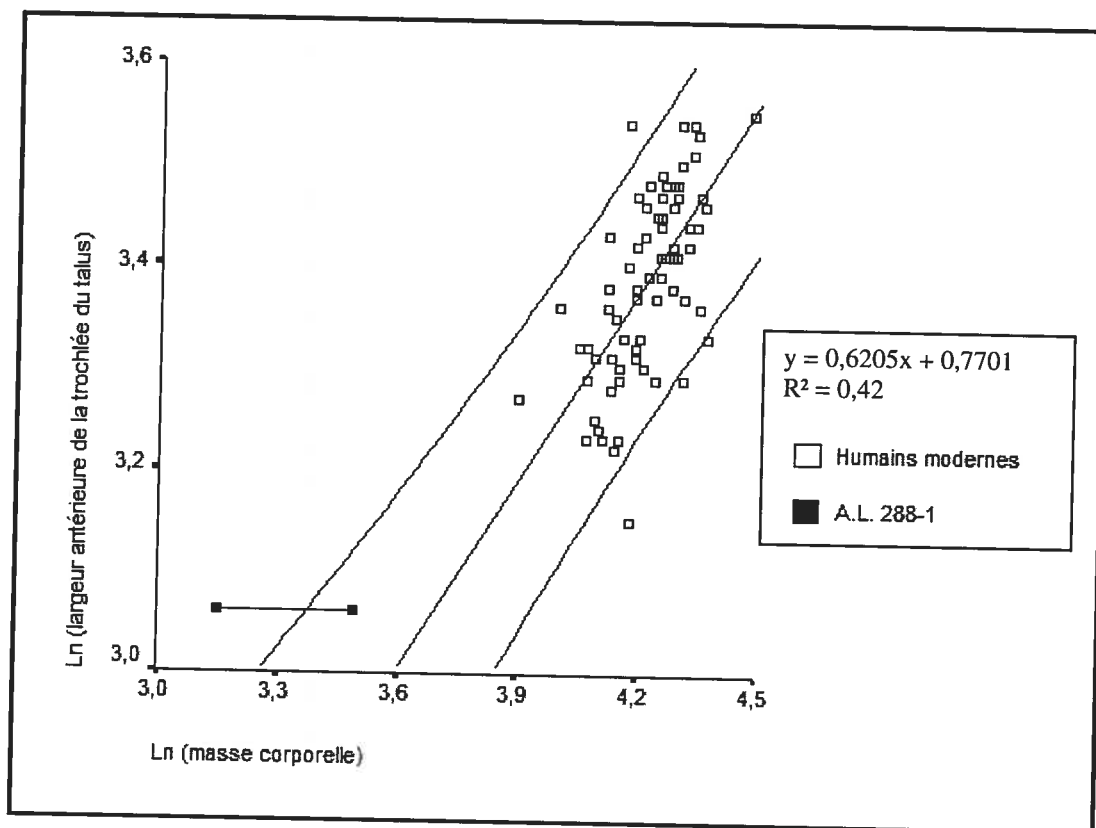
Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N	t' _{ac}
$y=0,333x+b$	$y=0,6205x+0,7701$	56,33*	0,42	80**	3,48***

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

*** Significatif à $\alpha \leq 0,05$

Figure 19. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur antérieure de la trochlée du talus



5.1.3 Influence de la masse corporelle estimée sur la largeur postérieure de la trochlée du talus

En se référant au Tableau VI, on constate une relation significative entre la masse corporelle estimée et la largeur postérieure de la trochlée du talus. La pente empirique est plus grande et significativement différente de 0,333 (pente isométrique). On a donc une relation allométrique positive entre la masse corporelle estimée et la largeur postérieure de la trochlée du talus (Figure 20).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, la largeur postérieure de la trochlée du talus attendue est de 2,72, le pourcentage d'erreur prédit est de 4,78 % et le fossile se situe dans l'intervalle de confiance. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, la distance attendue est de 2,47 et le pourcentage d'erreur prédit est de 15,38 %. Le fossile ne se situe donc plus dans l'intervalle de confiance et la largeur postérieure de la trochlée du talus est plus grande que ce qui est attendu.

Tableau VI. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur postérieure de la trochlée du talus

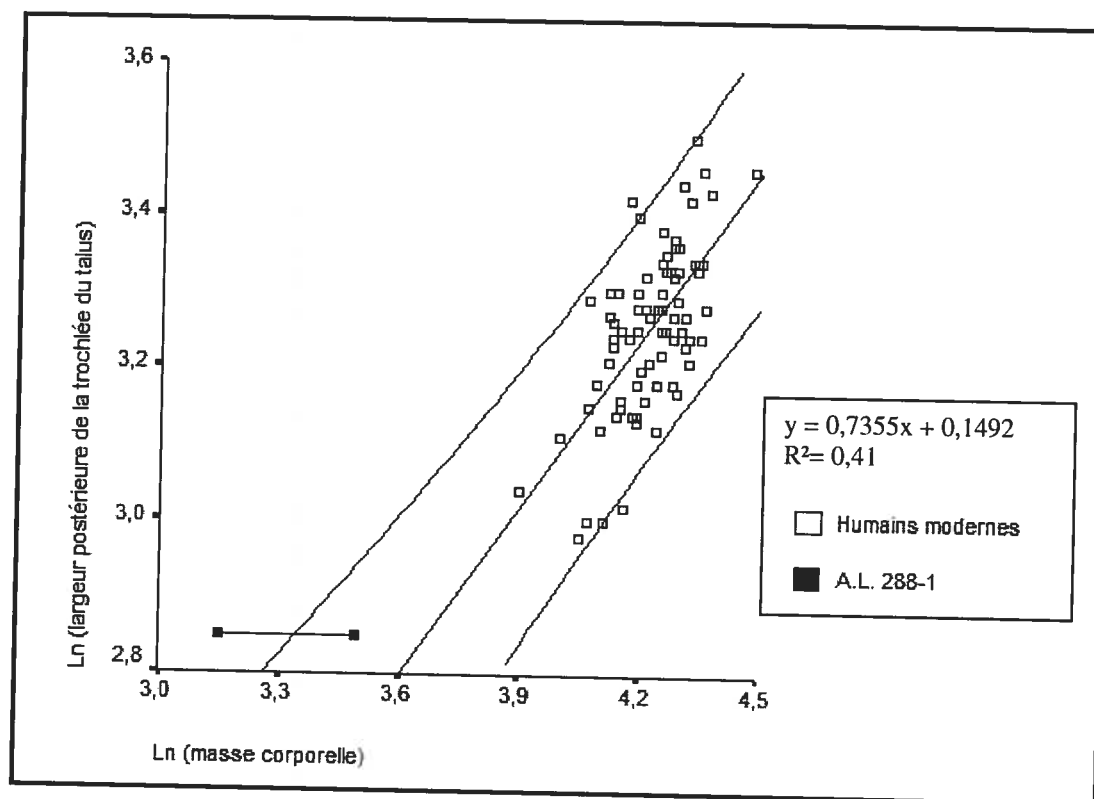
Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N	t' _{ac}
$y=0,333x+b$	$y=0,7355x+0,1492$	54,16*	0,41	79**	4,03***

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

*** Significatif à $\alpha \leq 0,05$

Figure 20. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la largeur postérieure de la trochlée du talus



5.1.4 Influence de la masse corporelle estimée sur la longueur totale de la trochlée du talus

En se référant au Tableau VII, on constate une relation significative entre la masse corporelle estimée et la longueur totale de la trochlée du talus. La pente empirique est plus grande et significativement différente de 0,333 (pente isométrique). On a donc une relation allométrique positive entre la masse corporelle estimée et la longueur totale de la trochlée du talus (Figure 21).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, la longueur totale de la trochlée du talus attendue est de 3,03, le pourcentage d'erreur prédit est de 2,31 % et le fossile se situe dans l'intervalle de confiance. Si la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, la distance attendue est de 2,82 et le pourcentage d'erreur prédit

est de 9,57 %. Le fossile ne se situe donc plus dans l'intervalle de confiance et la longueur totale de la trochlée du talus est plus grande que ce qui est attendu.

Tableau VII. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur totale de la trochlée du talus

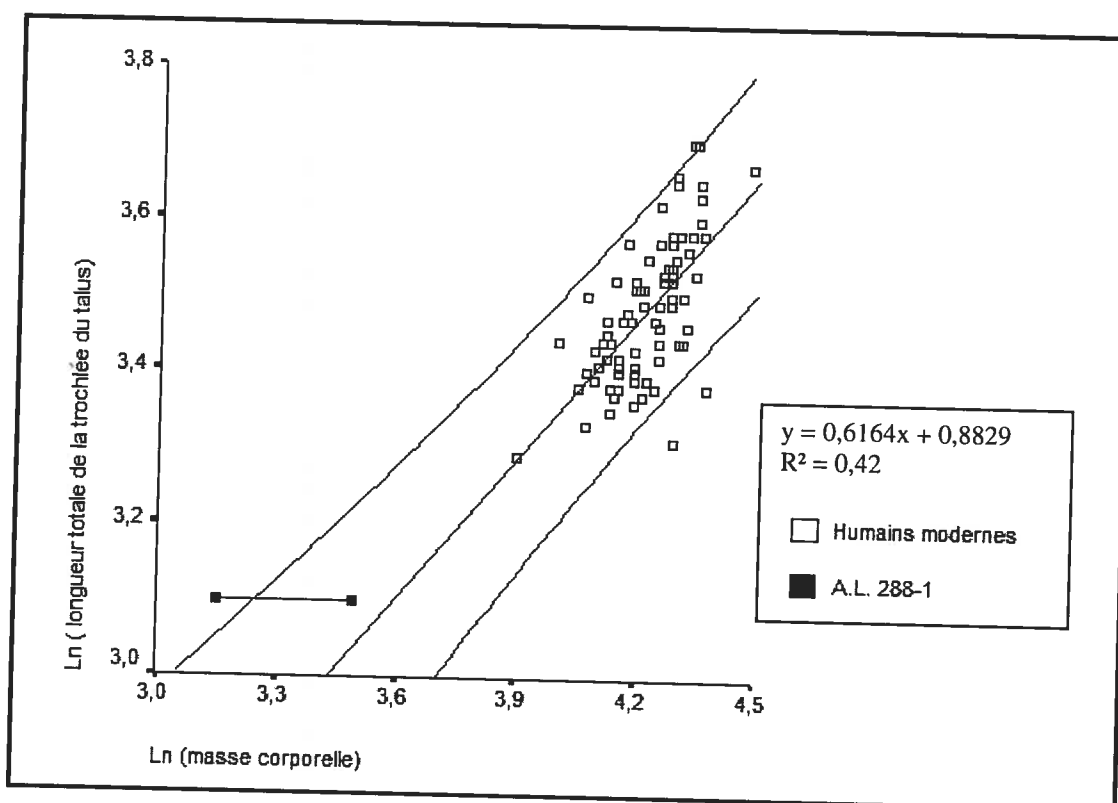
Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N	t' _{ac}
$y=0,333x+b$	$y=0,6164+0,8829$	56,16*	0,42	80**	3,44***

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

*** Significatif à $\alpha \leq 0,05$

Figure 21. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur totale de la trochlée du talus



5.1.5 Influence de la masse corporelle estimée sur la longueur de la trochlée médiale du talus

En se référant au Tableau VIII, on constate une relation significative entre le poids corporel estimé et la longueur de la trochlée médiale du talus. La pente empirique est plus grande et significativement différente de 0,333 (pente isométrique). On a donc une relation allométrique positive entre le poids corporel estimé et la longueur de la trochlée médiale du talus (Figure 22).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, la longueur de la trochlée médiale du talus attendue est de 3,14 et le pourcentage d'erreur prédit est de 0,32 %. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, la distance attendue est de 2,96 et le pourcentage d'erreur prédit est de 6,41 %. Pour ces deux estimés, A.L. 288-1 se situe dans l'intervalle de confiance à 95 % des humains.

Tableau VIII. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée médiale du talus

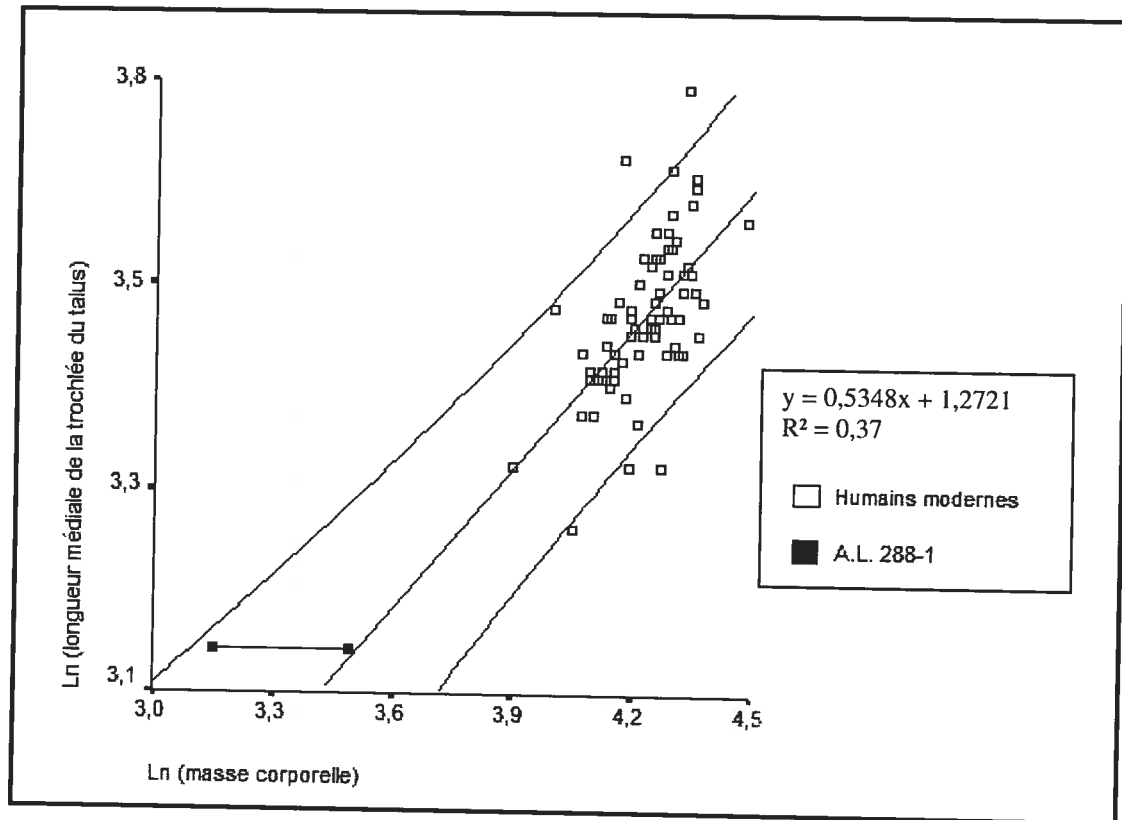
Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N	t' _{ac}
$y=0,333x+b$	$y=0,5348x+1,2721$	45,85*	0,37	80**	2,55***

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

*** Significatif à $\alpha \leq 0,05$

Figure 22. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée médiale du talus



5.1.6 Influence de la masse corporelle estimée sur la longueur de la trochlée latérale du talus

En se référant au Tableau IX, on constate une relation significative entre le poids corporel estimé et la longueur de la trochlée latérale du talus. La pente empirique est plus grande et significativement différente de 0,333 (pente isométrique). On a donc une relation allométrique positive entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée latérale du talus (Figure 23).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, la longueur de la trochlée latérale du talus attendue est de 3,12 et le pourcentage d'erreur prédit est de -1,92 %. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, la distance attendue est de 2,94 et le pourcentage d'erreur prédit est de 4,08 %. Pour ces deux estimés, A.L. 288-1 se situe dans l'intervalle de confiance à 95 %.

Tableau IX. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée latérale du talus

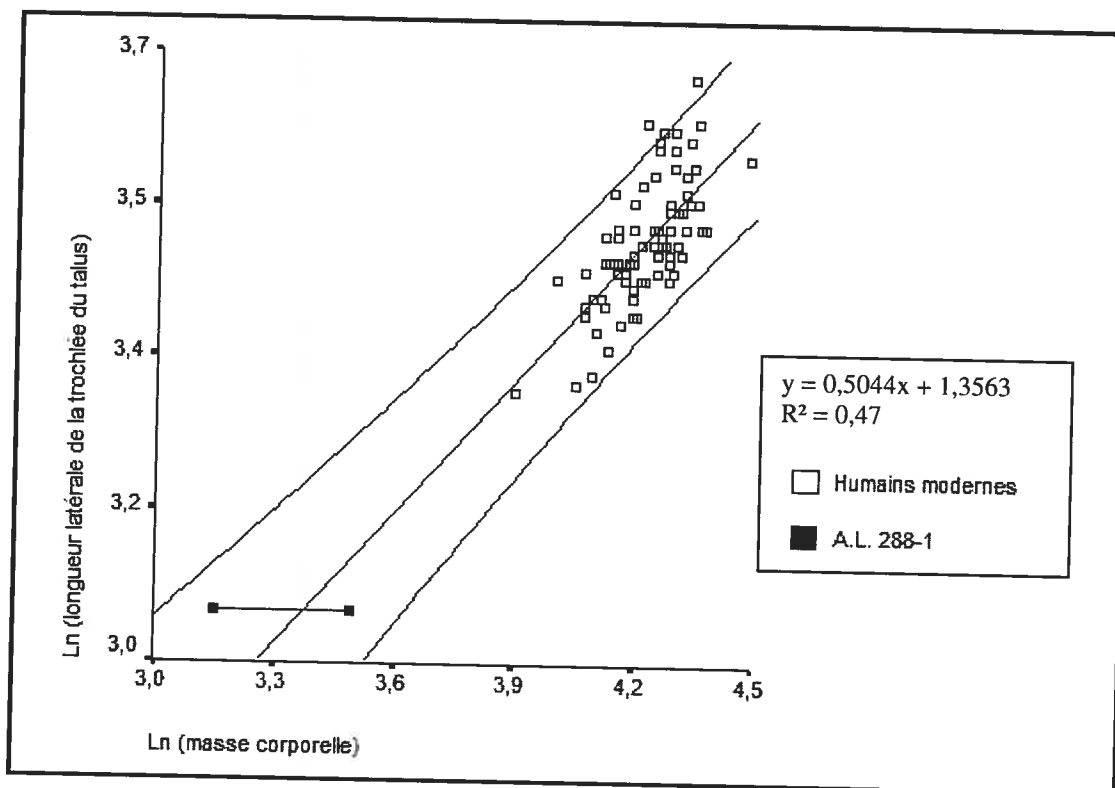
Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N	t' _{ac}
$y=0,333x+b$	$y=0,5044x+1,3563$	69,25*	0,47	80**	2,82***

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

*** Significatif à $\alpha \leq 0,05$

Figure 23. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur de la trochlée latérale du talus



5.2 Influence de la masse corporelle estimée sur la forme de l'articulation talocrurale

5.2.1 Influence de la masse corporelle estimée sur l'angle de la trochlée latérale du talus

En se référant au Tableau X, on constate une relation faible mais significative entre la masse corporelle estimée et l'angle de la trochlée latérale. La pente empirique est significativement différente de 0 (pente isométrique). Ceci implique alors une relation allométrique entre la masse corporelle estimée et l'angle de la trochlée latérale. Ainsi, lorsque la masse corporelle estimée augmente, l'angle de la trochlée latérale diminue (Figure 24).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, l'angle de la trochlée latérale du talus attendu est de 137,11 et le pourcentage d'erreur prédit est de 6,38 %. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, l'angle attendu est de 145,71 et le pourcentage d'erreur prédit est de 0,10 %. Pour ces deux estimés, A.L. 288-1 se situe dans l'intervalle de confiance à 95 %.

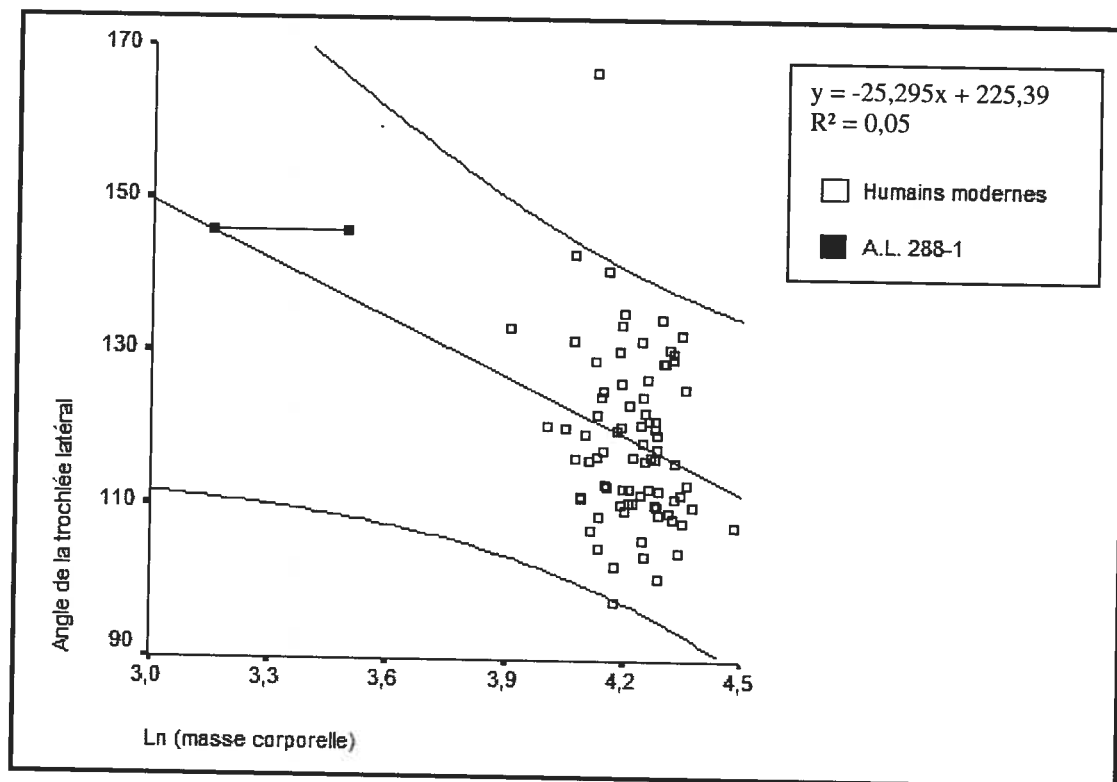
Tableau X. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle de la trochlée latérale (méthode A)

Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N
$y=0x+b$	$y=-25,295x+225,39$	3,97*	0,05	80**

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

Figure 24. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle de la trochlée latérale (méthode A)



5.2.2 Influence de la masse corporelle estimée sur le radius de courbure de la trochlée latérale du talus

En se référant au Tableau XI, on constate une relation significative entre la masse corporelle estimée et le radius de courbure de la trochlée latérale. La pente empirique est plus grande et significativement différente de 0,333 (pente isométrique). Ceci implique alors une relation allométrique positive entre la masse corporelle estimée et le radius de courbure latéral de la trochlée (Figure 25).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, le radius de courbure latéral de la trochlée du talus attendu est de 2,54 et le pourcentage d'erreur prédit est de -3,54 %. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, l'angle attendu est de 2,31 et le pourcentage d'erreur prédit est de 5,71 %. Pour ces deux estimés, A.L. 288-1 se situe dans l'intervalle de confiance à 95 %.

Tableau XI. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et le radius de courbure de la trochlée latérale (méthode B)

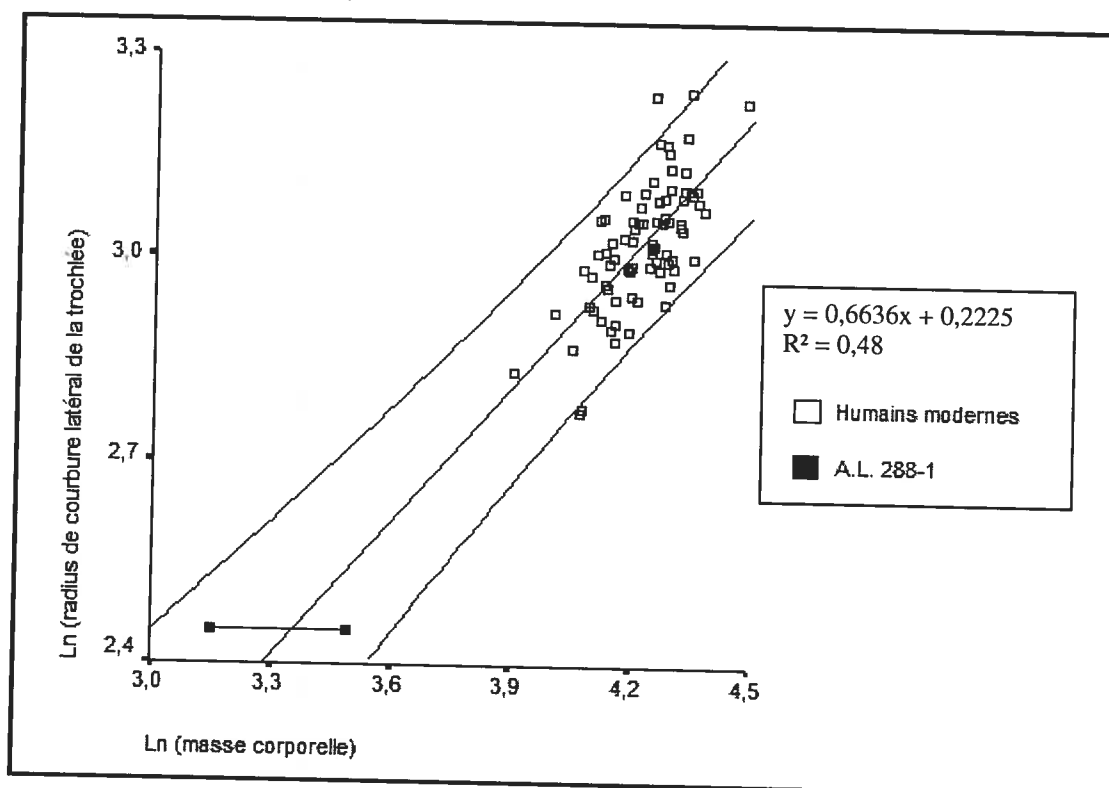
Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N	t' _{ac}
$y=0,333x+b$	$y=0,6636x+0,225$	71.18*	0,48	80**	4,20***

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

*** Significatif à $\alpha \leq 0,05$

Figure 25. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et le radius de courbure de la trochlée latérale (méthode B)



5.2.3 Influence de la masse corporelle estimée sur l'angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de dorsiflexion (vue médiale)

La méthode de mesure étant plus complexe que les deux précédentes, un test de Student t pour observations paires a été effectué sur deux séries de mesures (Bastion des Ursulines) afin de vérifier la variation intra observatrice (Test de Student t (β) vue médiale; $t = -0,37$; $p = 0,97$; $N = 10$ individus). Il n'y a pas de différences significatives entre les deux séries. Ceci implique que la méthode est reproductible au niveau intra observatrice.

En se référant au Tableau XII, on constate une relation significative entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation latéral. La pente empirique est significativement différente de 0 (pente isométrique). Ceci implique alors une relation allométrique entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de dorsiflexion (vue médiale). Ainsi, lorsque la masse corporelle estimée augmente, l'angle d'articulation médial diminue (Figure 26).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, l'angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de dorsiflexion (vue médiale) attendu est de 87,41 et le pourcentage d'erreur prédit est de -10,53 %. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, l'angle attendu est de 96,11 et le pourcentage d'erreur prédit est de -18,63 %. Pour ces deux estimés, A.L. 288-1 se situe dans l'intervalle de confiance à 95 %.

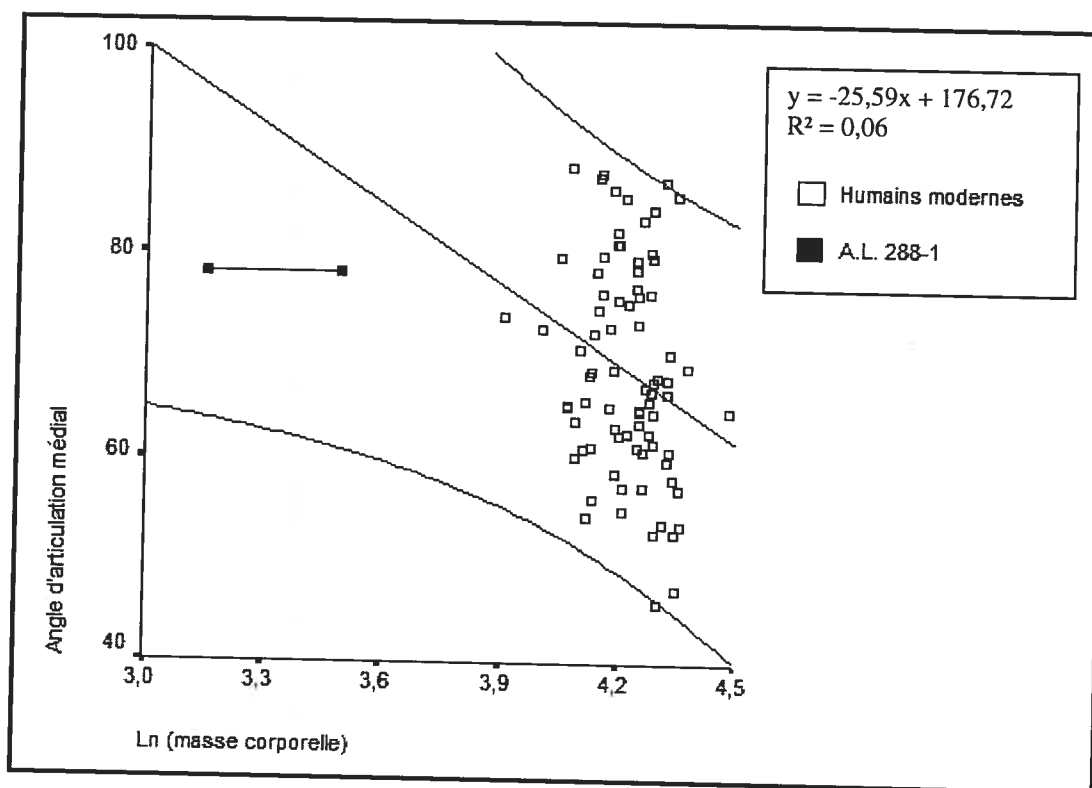
Tableau XII. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation médial (méthode C)

Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N
$y=0x+b$	$y=-25,59x+176,72$	4.69*	0,06	80**

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

Figure 26. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation médial (méthode C)



5.2.4 Influence de la masse corporelle estimée sur l'angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de dorsiflexion (vue latérale)

Tout comme pour l'angle d'articulation en vue médiale, un test de Student t pour observations paires a été effectué sur deux séries de mesures (Bastion des Ursulines) afin de vérifier la variation intra observatrice (Test de Student t (β) vue latérale; $t = -0,232$; $p = 0,82$; $N = 10$ individus). Il n'y a pas de différences significatives entre les deux séries. Ceci implique que la méthode est reproductible au niveau intra observatrice.

En se référant au Tableau XIII, on constate une relation significative entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation médial. La pente empirique est significativement différente de 0 (pente isométrique). Ceci implique alors une relation allométrique entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation entre les

positions de flexion plantaire et de dorsiflexion (vue latérale). Ainsi, lorsque la masse corporelle estimée augmente, l'angle d'articulation latéral diminue (Figure 27).

Lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée à 32,66 kg, l'angle d'articulation entre les positions de flexion plantaire et de dorsiflexion (vue latérale) attendu est de 88,86 et le pourcentage d'erreur prédit est de 11,41 %. Lorsque la masse corporelle est estimée à 23,42 kg, l'angle attendu est de 108,04 et le pourcentage d'erreur prédit est de -27,13 %. Pour ces deux estimés, A.L. 288-1 se situe dans l'intervalle de confiance à 95 %.

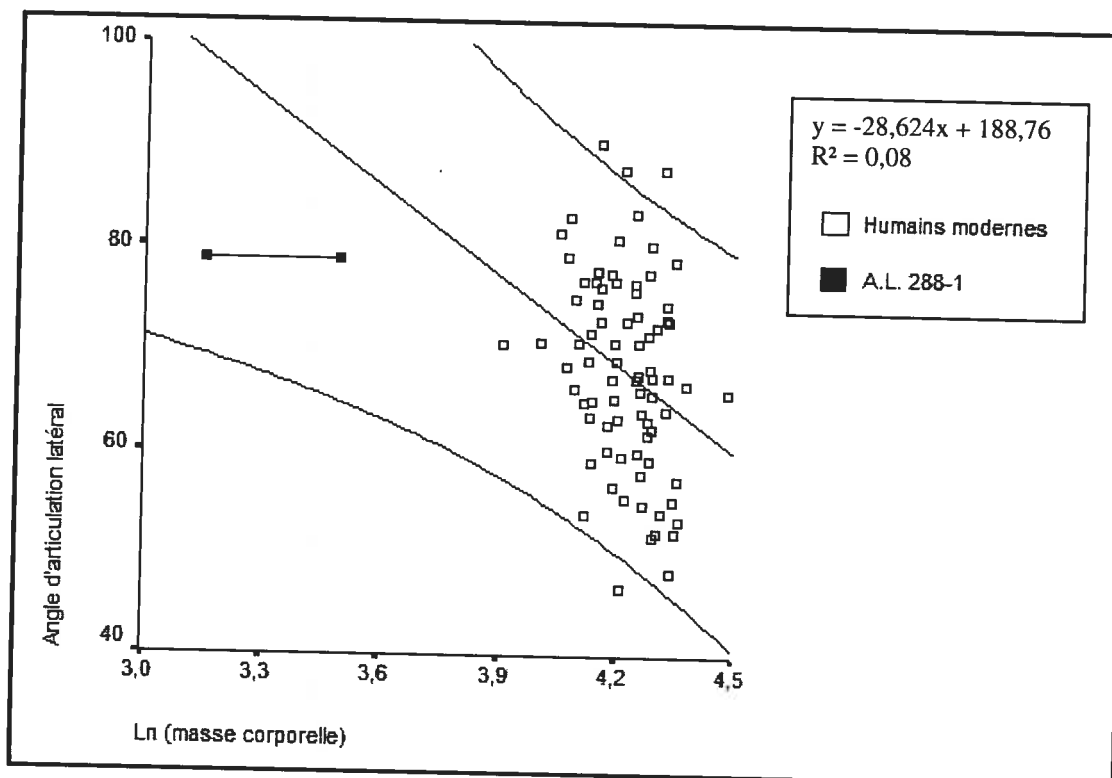
Tableau XIII. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation latéral (méthode C)

Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N
$y=0x+b$	$y=-28,624x+188,76$	7.16*	0,08	80**

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

Figure 27. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et l'angle d'articulation latéral (méthode C)



5.3 Comparaison des méthodes impliquant la forme de l'articulation talocrurale

En se référant au Tableau XIV, on constate une relation significative entre l'angle d'articulation latéral et l'angle d'articulation médial. Il existe aussi une relation significative entre l'angle de la trochlée latérale et l'angle d'articulation latéral ainsi qu'entre le radius de courbure latéral et l'angle d'articulation latéral.

Tableau XIV. Comparaison des méthodes impliquant la forme de l'articulation talocrurale

Mesures	Équation de la régression	F	R ²	N
Angle d'articulation latéral et angle d'articulation médial	$y = 0,7225x + 18,3$	126,62*	0,62	80**
Angle de la trochlée latérale et angle d'articulation latéral	$y = 0,1637x + 48,523$	2,94*	0,04	80**
Angle de la trochlée latérale et angle d'articulation médial	$y = 0,1419x + 51,871$	1,84	0,02	80**
Radius de courbure latéral et angle d'articulation latéral	$y = -25,82x + 146,01$	5,26*	0,06	80**
Radius de courbure latéral et angle d'articulation médial	$y = -16,004x + 117,1$	1,63	0,02	80**

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

5.4 Morphologie des fossiles A.L. 333-147 et A.L. 288-1

Chez les humains, on constate une relation assez forte et significative entre la masse corporelle estimée et la longueur totale du talus (Tableau XV). La pente empirique est plus grande et significativement différente de 0,333 (pente isométrique). Il existe donc une relation allométrique positive entre la masse corporelle et la longueur totale du talus (Figure 28). De plus, la masse corporelle semble bien expliquer cette morphologie ($R^2=0,59$).

Tableau XV. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur totale du talus

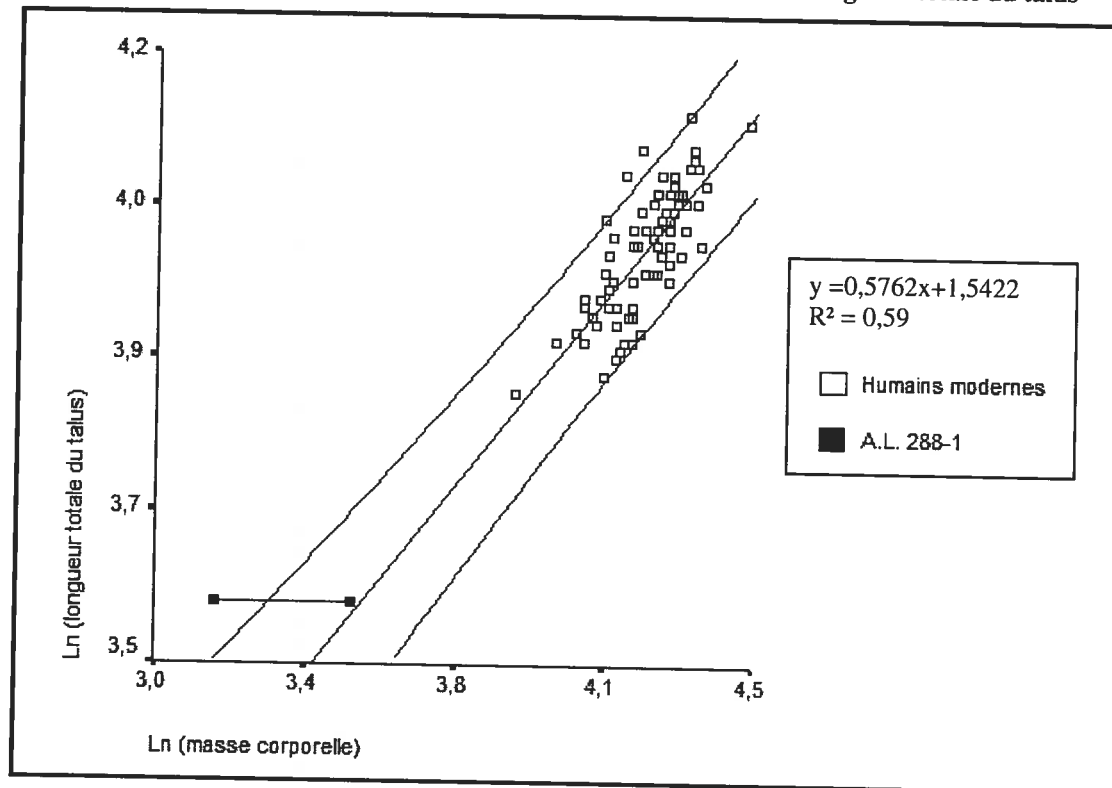
Équation théorique de l'isométrie	Équation de la régression	F	R ²	N	t' _{ac}
$y=0,333x+b$	$y=0,5762x+1,5422$	115,95*	0,59	79**	4,54***

*Significatif à $\alpha \leq 0,05$

** Excluant A.L. 288-1 et A.L. 333-147

*** Significatif à $\alpha \leq 0,05$

Figure 28. Régression linéaire entre la masse corporelle estimée et la longueur totale du talus



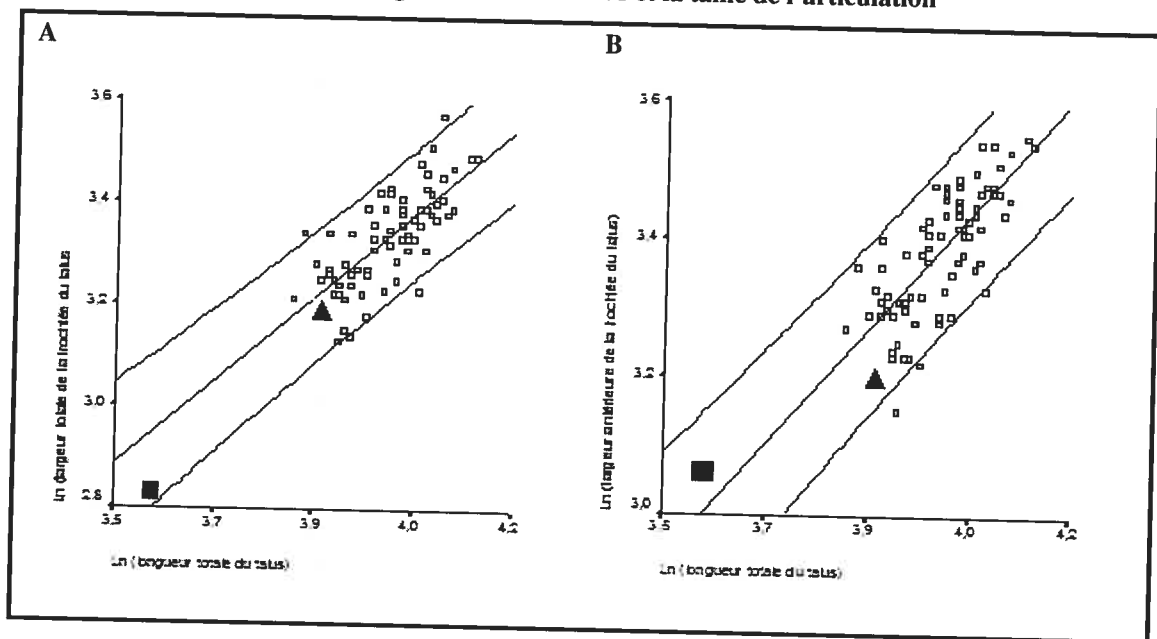
Puisque le fémur est manquant chez A.L. 333-14, la longueur totale du talus peut alors devenir un bon indicateur de la masse corporelle de ce fossile. En base logarithmique naturelle, la longueur totale du talus de ce fossile est de 3,86.

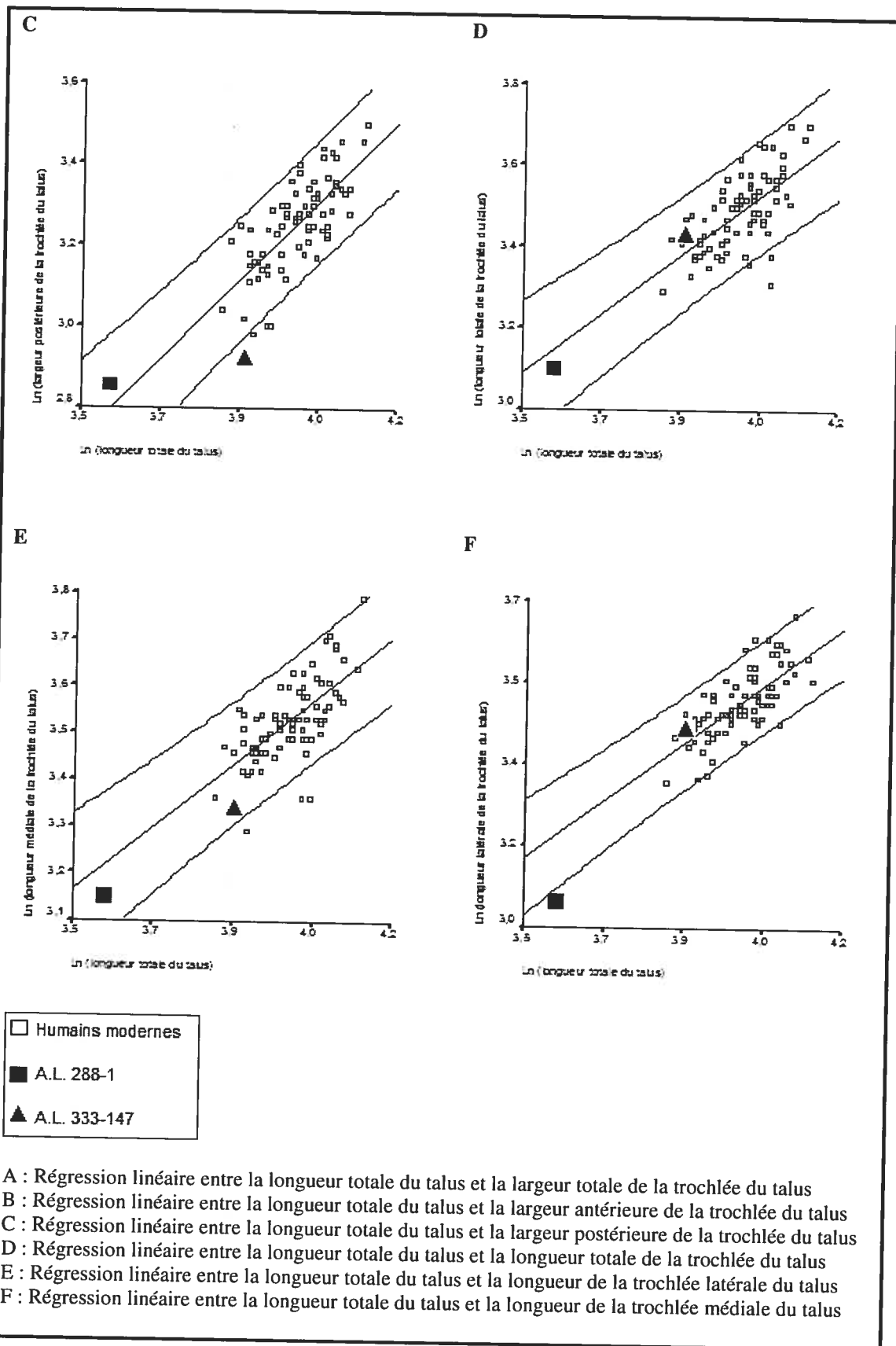
5.4.1 Relation entre la longueur totale du talus et la taille de l'articulation talocrurale

À partir de la longueur totale du talus, les fossiles A.L. 333-147 et A.L. 288-1 sont comparés à l'intervalle de confiance à 95% pour la taille de l'articulation des humains. Les graphiques qui suivent représentent la relation entre la longueur totale du talus et les distances linéaires de la trochlée talaire (Figure 28).

Pour la taille de l'articulation, les fossiles A.L. 288-1 et A.L. 333-147 se situent majoritairement dans l'intervalle de confiance de 95 % de la variation humaine prédite (Figure 29).

Figure 29. Relation entre la longueur totale du talus et la taille de l'articulation

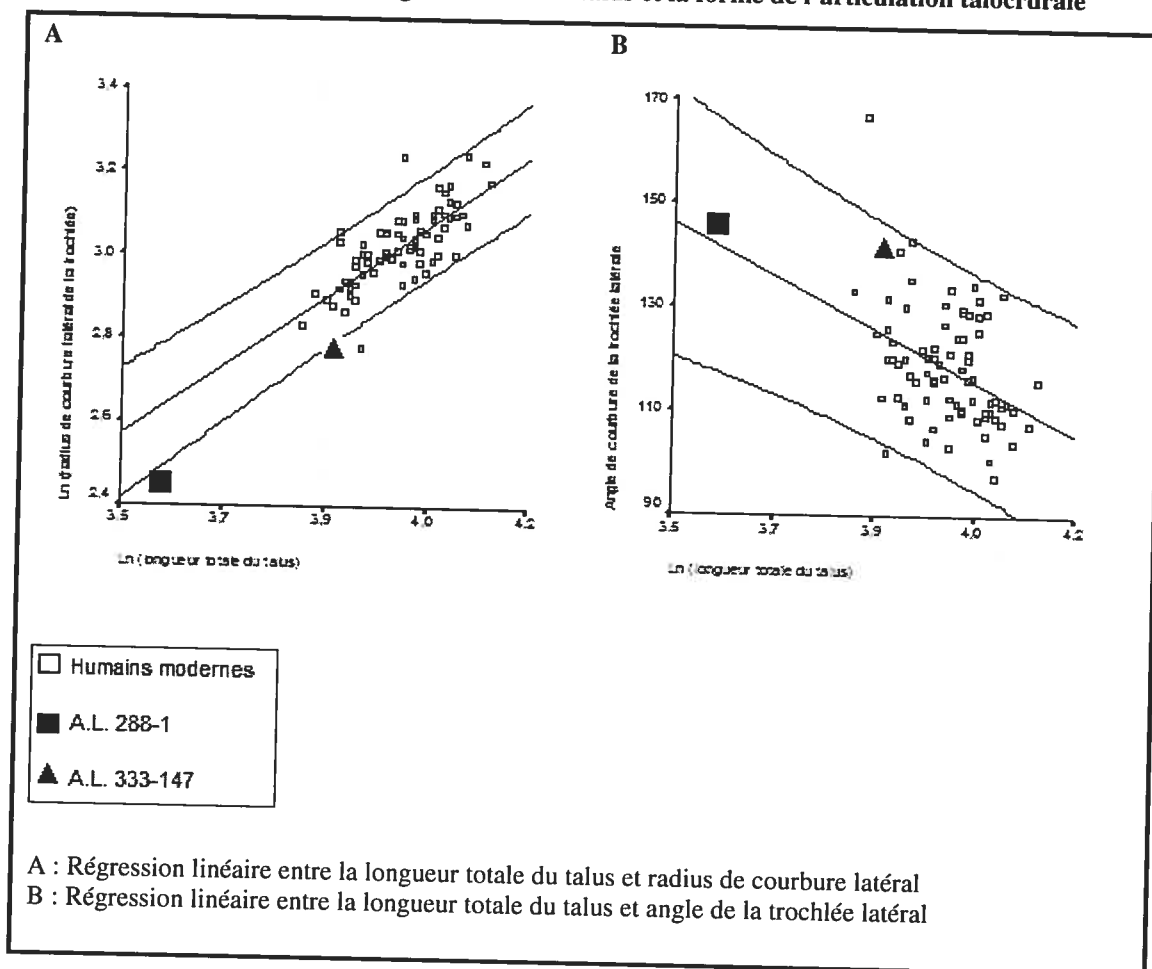




5.4.2 Relation entre la longueur totale du talus et la forme de l'articulation talocrurale

Les graphiques qui suivent représentent la relation entre la longueur totale du talus et la forme de l'articulation talocrurale. En se référant à la Figure 30, on constate que lorsque la longueur du talus augmente, le radius de courbure latéral des spécimens fossiles augmente et ils ne sont pas inclus dans la variation humaine prédite (A). Lorsque la longueur totale du talus augmente, l'angle de courbure de la trochlée latérale diminue et les spécimens fossiles se situent dans la variation humaine prédite (B).

Figure 30. Relation entre la longueur totale du talus et la forme de l'articulation talocrurale



VI. DISCUSSION

6.1 Vérification des hypothèses et comparaison des méthodes

Les résultats présentés dans ce mémoire permettent de réfuter l'hypothèse nulle stipulant que chez les humains bipèdes, la masse corporelle n'a aucune influence sur l'amplitude des mouvements à la cheville. Les résultats démontrent plutôt que chez les humains, un accroissement de la masse corporelle engendre une diminution de l'amplitude des mouvements possibles à la cheville.

De plus, les résultats démontrent qu'au niveau de la forme de l'articulation talocrurale, une augmentation de la masse corporelle est caractérisée par une diminution significative de l'angle de la trochlée latérale et une diminution significative de l'angle entre les positions d'articulations en flexion plantaire et en flexion dorsale. Bien que ces relations soient significatives, on constate que la masse corporelle ne semble pas être la seule variable pouvant expliquer ces morphologies. En effet, seulement 5 % de la variation de l'angle de la trochlée latérale est expliquée par la variation de la masse corporelle et respectivement 6 % à 8 % de la variation de l'angle d'articulation en vue médiale et en vue latérale est expliquée par la variation de la masse corporelle. Toutefois, ces relations sont statistiquement significatives, ce qui indique qu'un accroissement de la masse corporelle engendre une diminution de l'amplitude des mouvements possibles à la cheville.

Un accroissement de la masse corporelle est aussi caractérisé par une augmentation significative et disproportionnée (allométrie positive) du radius de courbure de la trochlée latérale correspondant alors à un aplatissement de l'articulation. De plus, 48 % de la variation du radius de courbure latéral est expliquée par la variation de la masse corporelle.

Au niveau de la taille de l'articulation, un accroissement de la masse corporelle engendre une augmentation disproportionnée (allométrie positive) des distances linéaires de la trochlée du talus. De plus de 37% à 47% de la variation des différentes distances linéaires est expliquée par la variation de la masse corporelle. Ainsi, les distances linéaires de la trochlée du talus sont significativement liées à la masse corporelle.

De plus, on constate qu'il existe une très bonne corrélation entre les changements de forme étudiés. En effet, la comparaison des mesures concernant la forme de l'articulation talocrurale indique que lorsque la masse corporelle augmente, l'angle d'articulation latéral et l'angle d'articulation médial diminuent. De plus, lorsque la masse corporelle augmente, le radius de courbure latéral augmente, correspondant à un aplatissement de l'articulation, et l'angle d'articulation latéral diminue, correspondant alors à une diminution de l'amplitude de mouvement à la cheville. De plus, lorsque l'angle de la trochlée latérale diminue, l'angle d'articulation latéral diminue.

Malgré un changement similaire entre les deux angles d'articulation, l'angle d'articulation médial n'est pas bien corrélé avec le radius de courbure latéral et l'angle de la trochlée latérale. Étant donné ces faibles corrélations, il s'avère plus judicieux d'étudier le côté latéral pour déterminer le degré d'aplatissement et d'amplitude de mouvement.

En vue latérale, les mesures estimant l'amplitude de mouvement à partir du tibia et du talus ainsi que celles effectuées sur la trochlée du talus sont bien corrélées entre elles. Ainsi, si l'on ne possède que le talus comme spécimen d'étude, on peut prédire l'angle d'articulation latéral à partir de l'angle de la trochlée latérale et du radius de courbure latéral. Ainsi, ces mesures sont de bons indicateurs de l'amplitude de mouvement à la cheville et deviennent des outils pertinents pour l'interprétation du mode de locomotion d'un fossile isolé.

Comme il a été mentionné au chapitre II, pour qu'une articulation soit fonctionnelle, ses surfaces articulaires doivent être assez larges pour absorber le maximum de stress (masse corporelle) et doivent être courbées de façon à ce que les forces majeures qui croisent cette articulation demeurent perpendiculaires aux surfaces articulaires durant le mouvement (Frost, 1999 ; Hamrick, 1999, Latimer, 1987).

Dans cette étude, lorsque la masse corporelle augmente, les différentes modifications morphologiques observées correspondent à une augmentation de la surface articulaire (allométrie positive) et un aplatissement de l'articulation. En effet, lorsque la masse corporelle augmente les distances linéaires augmentent disproportionnellement, favorisant une aire d'articulation plus grande et adaptée aux contraintes qui lui sont imposées. La taille de la surface talocrurale croît donc à un rythme plus rapide que ce qui est prédit par l'isométrie. Ainsi, les changements de forme indiquent que l'articulation talocrurale n'est pas géométriquement identique chez l'humain moderne. Avec un accroissement de la masse corporelle, l'angle de la trochlée latérale et l'angle entre les positions d'articulations en flexion plantaire et en flexion dorsale diminuent allométriquement et le radius de courbure latéral de la trochlée augmente allométriquement. Ainsi, l'amplitude de mouvements possible à la cheville, estimée par ces différents angles et ce radius de courbure, diminue lorsqu'un individu est plus lourd. L'amplitude de mouvement possible est donc en partie liée à la masse corporelle d'un individu.

Ces résultats suggèrent que l'articulation talocrurale est une structure plastique qui, comme les autres articulations, se modifie en fonction des charges et des conditions mécaniques imposées (Carter et Wong, 1988 ; Carter et Beaupré, 2001 ; Frost, 1999 ; Hamrick, 1999 ; Heegaard, 1999 ; Hildebrand, 1988 ; Latimer et al., 1987). Dans le cadre de ce mémoire, on constate que la masse corporelle est une de ces conditions mécaniques. Toutefois, la variation de l'amplitude de mouvement ne semble pas être seulement expliquée par la variation de la masse corporelle. D'un autre côté, on envisage que d'autres facteurs, telles que la mobilité des individus et les

activités de subsistance, pourraient influencer la morphologie de cette articulation. La taille et la forme de l'articulation talocrurale seraient donc un compromis entre la flexibilité et le maintien de son intégrité.

6.2 Signification des résultats obtenus pour l'interprétation de la locomotion de A. afarensis

6.2.1 Interprétation de la morphologie talocrurale de A.L. 288-1

En général, le fossile A.L. 288-1 se situe dans l'intervalle de confiance à 95 % des équations de régression chez l'humain.

De plus, on constate que l'utilisation de deux estimations de la masse corporelle permet une interprétation plus conservative des résultats. En effet, lorsque la masse corporelle de A.L. 288-1 est estimée avec l'équation de Ruff et al. (1991), les distances linéaires sont incluses dans l'intervalle de confiance à 95 %. Le pourcentage d'erreur prédit pour les distances linéaires varie de seulement -1,92% à 4,78 %. Ce faible pourcentage d'erreur entre ce qui est observé et ce qui est attendu par les équations de régression renforce l'idée de l'inclusion de A.L. 288-1 dans l'intervalle de confiance à 95 % des humains. Ceci suggère alors que l'aire de la surface articulaire était adaptée à de faibles contraintes (masse corporelle minimale).

Toutefois, lorsque la masse corporelle est estimée selon l'équation de McHenry (1992), on note que A.L. 288-1 se situe à l'extérieur de la variation prédite chez l'humain moderne pour les distances linéaires suivantes : largeur antérieure, largeur postérieure et longueur totale de la trochlée. De plus, l'erreur par rapport à ce que prévoit l'intervalle de confiance des régressions est plutôt grande. Ainsi, l'équation de McHenry (1992) tend à exclure A.L. 288-1 de l'intervalle de confiance à 95 % pour ces traits. Ce fossile possède alors une articulation plus grande que ce qui

est prédit et ceci ne suggère pas du tout un mode de locomotion similaire au chimpanzé. En effet, ce dernier étant quadrupède, les charges passant par la cheville sont moins grandes puisqu'elles sont réparties sur les quatre membres (Aiello et Dean, 1990). On peut alors envisager que chez le chimpanzé, les surfaces articulaires des membres inférieurs seront plus petites que ce qui est observé chez l'humain. Cette morphologie ne correspond donc pas à ce qui est observé chez A.L. 288-1.

Ce qui devient très intéressant est l'inclusion de A.L. 288-1 dans l'intervalle de confiance à 95% chez l'humain moderne pour les mesures suivantes : l'angle latéral de la trochlée, l'angle d'articulation latéral et médial et le radius de courbure latéral de la trochlée. Cette inclusion est valable pour les deux estimations de la masse corporelle et suggère que la morphologie de « Lucy » est similaire à celle des humains modernes. Pour ces mesures, le pourcentage d'erreur prédit varie de -10,53% à 6,38%. L'erreur par rapport à ce que prévoit l'équation pour les humains n'est pas très élevée et on est en mesure d'inclure A.L. 288-1 dans cet intervalle de confiance.

Sur la base de ces résultats, il appert que la petite taille corporelle de ce fossile aurait engendré peu de force transarticulaire (perpendiculaire) sur l'articulation talocrurale en station bipède. Ainsi, la forme de l'articulation talocrurale n'aurait pas eu à se modifier. Ceci expliquerait alors l'angle d'articulation en flexion plantaire et dorsiflexion relativement grand et semblable à celui du chimpanzé (Lewis, 1989 ; Stern et Susman, 1983).

6.2.2 Interprétation de la morphologie talocrurale de A.L. 333-147

En ce qui concerne A.L. 333-147, on note que la taille de l'articulation talocrurale suit le modèle proposé pour les humains à une exception près, la longueur totale de la trochlée latérale. La masse corporelle de A.L. 333-147 étant plus grande, la taille de l'articulation est plus grande et ce, comme ce qui est observé chez l'humain.

Puisque le fossile A.L. 333-147 est un fossile isolé (tibia manquant), on ne peut utiliser les mesures effectuées entre le tibia et le talus pour estimer l'amplitude de mouvement en flexion dorsale et en flexion plantaire. Comme il a été discuté plus haut, l'angle de la trochlée latérale est bien corrélé avec l'angle d'articulation latéral, ce qui peut être utile pour l'estimation de l'amplitude de mouvement à la cheville. Chez A.L. 333-147, la surface talocrurale est relativement courbée par rapport à des humains possédant une longueur totale du talus similaire. On peut alors envisager un degré de flexibilité de la cheville relativement grand et ce, par rapport aux humains. Toutefois, ce fossile demeure dans l'intervalle de confiance à 95 % des humains pour ce trait. Il devient donc difficile de réfuter l'hypothèse que la morphologie de A.L. 333-147 correspond à ce qui est attendu chez un individu de même taille.

La morphologie de l'articulation talocrurale de A.L. 333-147 a été évaluée suivant la longueur totale du talus. Malgré le fait que 59 % de la variation de cette distance soit expliquée par la masse corporelle, on constate qu'au niveau du radius de courbure latéral, ce fossile, autant que A.L. 288-1, est exclu de l'intervalle de confiance à 95 %. Le radius de courbure latéral est donc moins grand que ce qui est attendu chez l'humain et suggère alors une amplitude de mouvement plus grande que chez l'humain. On constate donc que le choix d'estimation de la masse corporelle introduit des biais différents et qu'il faut donc interpréter la morphologie de ces fossiles avec soins.

6.2.3 Interprétation de la morphologie talocrurale de *A. afarensis*

Sur la base de la variation humaine actuelle observée, il est impossible de réfuter l'hypothèse que les morphologies du talus de A.L. 288-1 et de A.L. 333-147 ne soient compatibles qu'avec une locomotion bipède (Latimer et al., 1987).

En effet, chez les humains, un mode de locomotion bipède engendre des forces perpendiculaires importantes (liées à la masse corporelle) sur les articulations

distales du membre inférieur (Frankel et Nordin, 2001). Comme il a été démontré, l'articulation talocrurale est une structure plastique qui se modifie en fonction des charges imposées. Les observations effectuées chez A.L. 288-1 et A.L. 333-147 indiquent que la morphologie de leur articulation talocrurale correspond à ce qui est observé sur les chevilles soumises aux contraintes de la bipédie.

Le fossile A.L. 288-1 étant de très petite taille, les charges perpendiculaires auraient été de faibles amplitudes et la morphologie de l'articulation talocrurale serait demeuré courbée. Les faibles pourcentages d'erreurs prédits indiquent que ce fossile se situe dans l'intervalle de confiance à 95% des humains et ce, malgré sa petite taille et aurait donc ressemblé à un humain de petite taille extrême (ex. taille pygmée). En effet, les résultats obtenus indiquent que l'on pourrait observer une morphologie très courbée chez des humains de taille similaire à « Lucy ».

Ainsi, les résultats présentés dans ce mémoire ne peuvent nous permettre de réfuter l'hypothèse que le talus de cette espèce est compatible avec une locomotion bipède.

6.3 Perspectives d'études

À partir des concepts entourant la biologie de l'os, des concepts de biomécanique appliqués à l'articulation talocrurale, du principe d'allométrie et de la variation humaine actuelle, il aura été possible d'en comprendre davantage sur l'adaptation fonctionnelle de l'articulation talocrurale. Cette approche d'étude aura permis d'aider à l'interprétation du répertoire locomoteur de l'espèce fossile *A. afarensis*.

Ce mémoire ouvre la porte à d'autres questionnements quant à l'influence des facteurs mécanobiologiques (ex. activités de subsistance) sur la forme des

articulations et sur leurs contributions à la compréhension du comportement locomoteur des premiers hominidés.

Chez les humains, certaines mesures analysées indiquent que la masse corporelle n'est pas le seul facteur pouvant expliquer la forme de l'articulation talocrurale. Bien qu'*Homo sapiens* soit bipède, les populations humaines pratiquent quant à elles différentes activités liées à leur environnement et à leur culture. Ces activités imposent des contraintes mécaniques de toutes sortes et peuvent donc influencer la forme des articulations. Ce même raisonnement peut s'appliquer aux populations d'hominidés anciennes et devrait être pris en compte lors de l'interprétation du comportement locomoteur de ces dernières. Des comparaisons intrapopulationnelles et interpopulationnelles ainsi que des comparaisons entre les hommes et les femmes seraient alors grandement pertinentes afin de comprendre comment les différentes activités de subsistance peuvent influencer la forme de l'articulation talocrurale.

Finalement, il serait intéressant d'observer plus en détails la variation morphologique chez d'autres espèces proches parentes de l'humain à l'exemple du chimpanzé et du gorille. En effet, il serait pertinent de vérifier s'il existe un chevauchement au niveau de l'amplitude de mouvement possible à la cheville ainsi qu'au niveau de la morphologie de l'articulation talocrurale et ce, entre le chimpanzé, le gorille et l'humain moderne. Une telle approche pourrait alors permettre une meilleure compréhension de la locomotion de l'espèce fossile *A. afarensis*.

VII. BIBLIOGRAPHIE

- AIELLO, L. et DEAN, C., 1990. *An introduction to human evolutionary anatomy*, Academic press, 596pp.
- AUERBACH, B.M. et RUFF, C.B., 2004. *Human body mass estimation: a comparison of "morphometric" and "mechanical" methods*, American Journal of Physical Anthropology, 125, pp. 331-342.
- BARNETT, C.H. et NAPIER, J.R., 1952. *The axis of rotation at the ankle joint in man. Its influence upon the form of the talus and the mobility of the fibula*, Journal of Anatomy, 86, pp. 1-8.
- BRÄUER, G., 1988. *Osteometrie*, Knussmann (Ed) Martin und Saller: Anthropologie des verglichenen Biologie des Menschen, 4e Edition, Fischer, Stuttgart, New York, pp. 160-232.
- BRENNER, E., PIEGGER, J. et PLATZER, W., 2003. *The trapezoid form of the trochlea tali*, Surgical and radiologic anatomy, 25, pp. 216-225.
- CARTER, D.S. et BEAUPRÉ, G.S., 2001. *Skeletal function and form: mechanobiology of skeletal development, aging, and regeneration*, Cambridge University Press, Cambridge, 318pp.
- CARTER, D.S. et WONG, M. 1988. *The role of mechanical loading histories in the development of diarthrodial joints*, Journal of Orthopaedic Research, 6, pp. 804-816.
- CARTER, D.S., 1987. *Mechanical loading histories and skeletal biology*, Journal of Biomechanics, 20, pp. 1095-1109.
- CONROY, C.G., 1997. *Reconstructing human origins: a modern synthesis*, Ed. Norton and Compagny, New York, 557pp.
- CYBULSKI, J. S., 1988. *The human skeletons of Courtine Saint-Louis-Bastion des Ursulines, Quebec City*, Microfiche, Environnement, Parcs Canada, Ottawa.
- CYBULSKI, J. S., 1991. *Additional human remains from Courtine Saint-Louis (site 39G6), Quebec City*, Microfiches, Environnement, Parcs Canada, Ottawa.
- FRANKEL, V.H. et NORDIN, M., 2001. *Biomechanics of the ankle*, Basic biomechanics of the skeletal system, 3e édition, Ed. Victor H. Frankel, Margareta Nordin, Philadelphia, pp. 153-161.
- FROST, M.H., 1999. *Joint anatomy, design, and arthroses: insights of the Utah Paradigm*, The Anatomical Record, 255, pp. 162-174.

- HAMRICK, M.W., 1999. *A chondral modeling theory revisited*, Journal of Theoretical biology, 201, pp. 201-208
- HEEGAARD, J.H., BEAUPRÉ, G.S. et CARTER, D.R., 1999. *Mechanically modulated cartilage growth may regulate joint surface morphogenesis*, Journal of Orthopaedic Research, 17, pp. 509-517
- HILDEBRAND, M., 1988. *Analysis of vertebrate structure*, Ed. Wiley, New York, 701 p.
- INMAN, V.T., 1976. *The joints of the ankle*, Williams & Wilkin, Baltimore, 117p.
- JUNGERS, W.L., 1985. *Size and scaling in primate biology*, Plenum Press, New York, 491p.
- KUMMER, B., 1991. *Biomechanical foundations of the development of human bipedalism*, Origine(s) de la bipédie chez les hominides, Cahiers de paléanthropologie, Éditions CNRS, Paris, 1-7.
- LATIMER, B., OHMAN, J.C. et LOVEJOY, C.O., 1987. *Talocrural joint in African hominoids: implications for Australopithecus afarensis*, American Journal of Physical Anthropology, 74, pp. 155-175.
- LATIMER, B. et LOVEJOY, C.O., 1990. *Hallucal tarsometatarsal joint in Australopithecus afarensis*, American Journal of Physical Anthropology, 83, pp. 13-23.
- LATIMER, 1991. *Locomotor adaptations in Australopithecus afarensis: the issue of arboreality*, Cahier de Paléanthropologie, Éditions du CNRS, Paris, pp. 169-176.
- LEWIS, O.J., 1988. *Functional morphology of the evolving hand and foot*, Oxford Science Publications, Oxford, 359p.
- LIPPERT, H., 1963. *Die Spätembryonale Entwicklung der Fussknochen des Menschen*, Zoological morphological anthropology, 53, pp. 229-295.
- LOVEJOY, C.O., JOHANSON, D.C. et COPPENS Y., 1982. *Hominid lower limb bones recovered from the Hadar Formation, 1974-1997 collections*, American Journal of Physical Anthropology, 57, pp. 679-700.
- LOVEJOY, C.O., 1989. *Quand l'homme se leva...*, Pour la science, 135, 64-74.
- MARTIN, R.B., BURR, D.B., SHARKEY, N.A., 1998. *Skeletal tissue mechanics*, Springer-Verlag, New York, 392pp.
- McHENRY, H.M., 1992. *Body size and proportions in Early Hominids*, American Journal of Physical Anthropology, 87, pp. 407-431.

- McNEILL, A. R., 1985. *Body support, scaling and allometry*, In: *Functional vertebrate morphology*, Eds.: M.Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Lien, D.B. Wake, Harvard University Press, Cambridge, pp. 26-37.
- MERBS, C.F., 1983. *Patterns of activity-induced pathology in a Canadian Inuit population*, Musée National de l'Homme, Commission archéologique du Canada Collection Mercure, Dossier 119, 200pp.
- PLATZER, W., 2001. *Atlas de poche d'anatomie : 1. Appareil Locomoteur*, Ed. Médecine-Sciences-Flammarion, Paris, 461pp.
- PLATZER, W., 1977. *Die Spunggelenke*, Österr J. Sportmedizin, 7, pp. 17-21.
- REINMANN, R. et ANDERHUBER, F., 1980. *Kompensationsbewegungen der Fibula, die durch die Keilform der Trochlea tali erzwungen werden*, Acta Anatomy, 108, pp. 60-67.
- RUFF, C.B., SCOTT, W.W. et LIU, Y-C.A., 1991. *Articular and diaphyseal remodeling of the proximal femur with change in body mass in adults*, American Journal of Physical Anthropology, 86, pp. 397-413.
- RUFF, C.B. TRINKAUS, E. et HOLLIDAY, T.W., 1997. *Body mass and encephalization in Pleistocene Homo*, Nature, 387, pp. 173-176.
- SAMMARCO, G.L, BURSTEIN, A.H. et FRANKEL, V.H., 1973. *Biomechanics of the ankle: A kinematic study*, Proceeding of the American orthopaedic foot society, 4,1, pp.75-96.
- SARRAFIAN, S.K., 1983. *Anatomy of the foot and ankle: descriptive, topographic, functional*, Ed. Lippincott, Philadelphie, 433pp.
- SCHERRER, B., 1984. *Biostatistique*, Édition Gaëtan Morin, Québec, 850pp.
- SCHMIDT, H.M., 1976. *Articular surface form and split-line pattern of talus trochlea*, Verh Anat Ges, 70, pp.21-626.
- STERN, J.T. et SUSMAN, R.L., 1983. *The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis*, American Journal of Physical Anthropology, 60, pp.279-317.
- STERN, J.T. et SUSMAN, R.L., 1983, "Total morphological pattern" versus the "magic trait": conflicting approaches to the study of early hominid bipedalism, Cahier de Paléoanthropologie, Éditions du CNRS, Paris, pp.99-111
- SUSMAN, R.L., 1983. *Evolution of the human foot: evidence from Plio-Pleistocene Hominids*, Foot and Ankle, 3, 6, pp. 365-376.

SUSMAN, R.L., STERN, J.T. et JUNGERS, W.L., 1984. *Arboreality and bipedality in the Hadar Hominids*, Folia Primatologica, 43, pp. 113-156.

TAKAKURA, Y., TAMAI, S. et MASUHARA, K., 1986. *Genesis of the ball and socket ankle*, Journal of bone and Joint Surgery, 68, pp. 834-837.

TORTORA, G.J. et GRABOWSKI, S.R., 2001. *Principes d'anatomie et de physiologie*, Ed. Du Renouveau Pédagogique, Montréal, 1121pp.

TURNER, C.H. et BURR, D.B., 1993. *Basic biomechanical measurements of bone: a tutorial*, Bone, pp. 596-606.

WHITE, T. et FOLKENS, P.A., 2000. *Human osteology*, Academic Press, 2^e édition, Californie, 563pp.

